
22500461504



A Monsieur le Professeur
Willam Maddock Bayliss.
Hommage de :
Georges Matisse

ACTION

DE

LA CHALEUR ET DU FROID

SUR L'ACTIVITÉ DES ÊTRES VIVANTS

DU MÊME AUTEUR

Le principe de la conservation de l'assise et ses applications. — Essai sur un principe général d'Energétique. 1907, Paris, A. Hermann et fils éditeurs ; in-8° . . . . 2 fr. 50

ACTION

DE

LA CHALEUR ET DU FROID

SUR L'ACTIVITÉ DES ÊTRES VIVANTS

PAR

Georges MATISSE



PARIS

ÉMILE LAROSE, LIBRAIRE-ÉDITEUR

11, Rue Victor-Cousin, 11

1919

PRÉFACE

J'ai voulu, dans ce travail, unir le point de vue des Sciences Naturelles à celui de la Physiologie. J'ai cherché à relier l'étude du fonctionnement des organes aux conditions complexes dans lesquelles ils jouent chez les êtres réels et dans les conditions naturelles. Un organisme n'est pas la somme des fonctions que peuvent manifester ses organes pris à l'état isolé. Les Physiologistes le savent, comme les Naturalistes. En étudiant séparément ces fonctions, on fait de la Physique ou de la Chimie, à l'aide d'appareils formés de tissus empruntés à des êtres vivants. On obtient par là une connaissance approfondie, précieuse et indispensable, des pièces constituantes des animaux et des végétaux, par exemple des muscles et de leur propriété contractile. On ne fait pas encore de Biologie à proprement parler.

Il y a une autre façon d'aborder le problème biologique, inverse, pourrait-on dire, de la première. Elle consiste à faire l'étude des réactions de l'organisme complet, conservé dans son intégrité, phénomène complexe où les multiples variables s'influencent suivant des lois spéciales. Ces *lois d'association sont l'objet propre de la Biologie*. Elles donnent des résultats imprévisibles *a priori*, car on n'en sait pas intégrer les fonctions élémentaires par des raisonnements.

Le complexe est au cœur de la nature. Il y a des symbioses de phénomènes, comme il y a des symbioses d'êtres. Je n'ai donc pas cherché à réaliser un phénomène « pur », comme on le fait en suivant la première des méthodes indiquées. Ainsi,

j'ai étudié ce qui se passe avant que l'animal soit en équilibre thermique avec le milieu. En d'autres termes, je n'ai pas rejeté la période de *régime variable* ou d'établissement qui précède celle d'équilibre thermique. Il eût même été bon d'aller plus loin, et d'étudier la phase de retour aux conditions normales. C'est que *les conditions constantes,* les conditions « pures », *sont liées néanmoins à celles qui en précèdent l'établissement.* Il faut reprendre le phénomène de plus haut : un phénomène est la suite d'un autre ; à *l'isoler avec trop de soin on risque de n'en pas voir la liaison ou la genèse.*

Beaucoup d'auteurs ont cru à l'existence d'un optimum fixe. D'autres s'effrayent à constater la difficulté de définir avec précision un état changeant et fuyant. La température optima d'un phénomène biologique — de l'activité locomotrice par exemple — n'a en effet rien d'absolu. Elle dépend : du temps de séjour, des dimensions du milieu, de l'état de nutrition de l'animal, de sa provenance, de son âge, de son sexe, du nombre d'individus de la même espèce qui sont avec lui (Von Transehe), de l'éclairement. C'est un point mobile, une valeur particulière d'une fonction d'un grand nombre de variables qu'il n'est pas possible de rendre toutes constantes, parce que certaines d'entre elles, comme le temps, ne sont pas à notre disposition et varient sans cesse, et que d'autre part nous ne pouvons obtenir deux animaux identiques.

A vouloir poursuivre exclusivement des phénomènes où une seule variable entre en jeu, on risque de constituer une science factice, trop éloignée de ce que nous présente le monde réel. Il faut que nous tournions nos regards vers celui-ci. La science s'intéresse de plus en plus aux *liaisons* entre les variations.

En suivant les deux routes inverses, l'une allant des éléments au complexe, l'autre descendant du complexe aux éléments, on arrivera à raccorder les deux termes extrêmes.

LIVRE PREMIER

SECTION I

INTRODUCTION

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION

Cette introduction, qui expose les grandes lignes de l'ouvrage, permettra, si on la lit d'abord de s'y orienter mieux ; si on la relit ensuite elle en donnera le résumé.

I. Au moment où une Philosophie affirme que le déterminisme est valable tout au plus pour les corps bruts, mais que les êtres vivants, échappant à la contrainte des lois naturelles, se meuvent dans un monde de *liberté*, il est bon de montrer expérimentalement que l'activité, en apparence spontanée, de ces êtres est régie, comme les autres phénomènes de la nature, par des lois inéluctables.

Certes, le fait était déjà bien connu des Physiologistes. Dans leur esprit, la notion de causalité, la nécessité des faits, s'incruste tous les jours par l'observation des phénomènes et par leur mesure. Mais cette certitude, pour eux absolue, ils ne parvenaient pas à la communiquer aux penseurs profanes. C'est que, presque toujours, ils la puisaient dans l'observation de phénomènes où les philosophes se refusaient à voir — avec une apparence de raison — des manifestations de la vie. Par une nécessité de méthode — à ce qu'ils croyaient — il commençaient par mutiler les êtres vivants qu'ils voulaient étudier, et c'est sur des êtres incomplets, transformés, abolis même, sur des nerfs sectionnés, sur des muscles isolés, sur des liquides organiques recueillis dans quelque tube à essai, qu'ils cherchaient à établir les lois de la vie. Etait-ce encore la vie

et ses manifestations que l'on avait sous les yeux ? N'étaient-ce pas plutôt des instruments spéciaux, construits avec des matériaux empruntés sans doute, aux êtres organisés, mais des appareils morts ? Les philosophes avaient le droit de récuser ces témoignages et ces preuves. Sans doute, dans beaucoup de cas, l'objection de ceux-ci était réfutable. Les Botanistes, sans tuer la graine ou la plante, avaient montré qu'elle obéissait à des lois de croissance ; les Biologistes avaient, par une circulation ou une respiration artificielle habilement ménagées, ou mieux encore dans un plasma nutritif approprié, réussi à conserver *vivants* les tissus sur lesquels ils opéraient leurs recherches. Mais restait le « spontané ». N'était-il pas tué dans ces conditions artificielles ?

Il importait donc d'étudier des animaux intacts, *libres de leurs mouvements*. Il fallait leur conserver non seulement leur intégrité corporelle, mais ce que certains croient pouvoir appeler leur « liberté psychologique et morale ». En respectant ces conditions, je crois avoir apporté la preuve que les actes des corps animés agissant en toute « liberté » sont soumis à un déterminisme aussi absolu que les phénomènes manifestés par les corps inorganisés, et que ces actes découlent, élémentairement du moins, de lois de la Physique et de la Chimie que l'on peut indiquer dès aujourd'hui dans un certain nombre de cas. L'organisation et la structure intime de chaque espèce végétale ou animale impose d'ailleurs un certain *mode spécifique de systématisation des phénomènes élémentaires*, qu'elle groupe, oppose, ordonne dans le temps de façons diverses.

C'est sous un aspect particulier que les phénomènes de la vie se révèlent à l'analyse, ou plutôt que celle-ci arrive à débrouiller les faits : la nature s'offre à nous comme *un bloc de lois rythmiques superposées*, très nombreuses, indépendantes dans une certaine mesure — c'est-à-dire jusqu'à une certaine approximation — les unes des autres, et dont les effets, tantôt s'ajoutent, tantôt se contrarient, ou même se neutralisent par interférence. Chacune de ces lois a son rythme propre. Pour analyser ce complexus, il faut procéder, semble-t-il, comme on l'a fait pour les marées océaniques, cet autre phénomène

régulier dans son irrégularité, qui échappe, par sa complexité réelle, à une représentation théorico-synthétique déduite logiquement de quelque principe. Il faut suivre une méthode analogue, dans la mesure où s'y prête le sujet, à celle de l'*Analyse harmonique*. Par une étude multiple et détaillée des faits, on tâche de dégager une à une les diverses fluctuations ondulatoires constituant le phénomène réel, caractérisées chacune par sa période et son amplitude.

On commencera par les plus grosses d'entre elles, comme les Hydrographes maritimes ont commencé par préciser les ondes mensuelles, diurnes et semi-diurnes. Et puis, peu à peu, on descendra aux oscillations plus minimes. Finalement on rattache chaque balancement à la cause qui lui donne naissance : elle doit avoir la même période.

C'est une semblable méthode que j'ai tenté d'appliquer à l'analyse quantitative de l'activité motrice des êtres vivants. J'ai choisi *des animaux très simples, mais conservés entiers*, plutôt que de prendre des animaux d'organisation supérieure et de les simplifier en les mutilant.

Mes expériences quantitatives ont été faites sur deux espèces de Vers de terre et sur une espèce d'Escargots (*Helix aspersa*). La loi d'action de la chaleur sur l'intensité de l'activité motrice a pu être exprimée en fonction de deux variables indépendantes : la *température* et le *temps*. Je pense avoir réussi à rattacher la loi à ses causes en montrant qu'elle se *déduisait de l'intervention simultanée de deux phénomènes*, non hypothétiques, établis chacun expérimentalement, l'*un chimique : l'accroissement de la vitesse des réactions avec l'élévation de température*, régi par la loi de Van' t Hoff et Arrhénius ; l'*autre physique : la modification de la structure granulaire des colloïdes du protoplasma par la chaleur*. Enfin, le TEMPS entre en jeu par la loi d'action de masse qui définit et les vitesses des réactions isothermes et l'équilibre final des systèmes.

Quand on fait varier la température, on trouve les lois d'*optimum* thermique souvent étudiées par les Botanistes et les Biologistes.

A température fixe donnée, la variation de l'activité motrice

est une *fonction du temps* résultant de trois rythmes principaux superposés.

Elle éprouve d'abord une *variation de longue durée* (dépendant de la température considérée). C'est une lente décroissance exponentielle, dépendant de la vitesse des réactions catalytiques. Sa durée est de *plusieurs jours*.

A elle se superpose une *oscillation nycthémérale* d'une durée de 24 heures, due à l'action de la lumière.

Puis il y a des *ondulations horaires ou pluri-horaires*, des périodes d'une ou plusieurs heures, au cours de la journée, où des états de torpeur alternent avec des phases d'activité accrue.

Enfin, durant même la manifestation temporaire d'activité d'un animal, l'intensité de celle-ci subit une fluctuation. L'*onde d'activité momentanée* a une élongation croissante d'abord, puis décroissante. On peut expliquer l'allure de la courbe en admettant que la dépense physiologique, dont dépend le phénomène, est non pas une réaction simplement catalytique, mais *autocatalytique*.

Les résultats qui viennent d'être esquissés à grands traits montrent que les phénomènes d'activité des animaux agissant « librement », obéissent à un déterminisme *quantitatif* complexe mais certain. En est-il de même au point de vue qualitatif ou bien l'animal peut-il à son gré dépenser, sans aucune contrainte sur son choix, le capital d'énergie que met à chaque instant à sa disposition la nature physique ?

Sans vouloir sortir des expériences faites pour ce travail, et rappeler les tropismes qui tranchent la question[1], je dirai que les Vers par exemple, aux températures moyennes, sur la terre humide bien plane, rampent droit devant eux, jusqu'à ce qu'ils arrivent à une plage d'ombre. Là, ils ralentissent leur marche et s'arrêtent finalement, parce que l'action excitatrice de la lumière a cessé de se faire sentir. Les plages d'ombre jouent donc, dans ces conditions le rôle de pièges où viennent se rassembler les Vers.

(1) Voir, en particulier les travaux de Jacques Loeb, de Georges Bohn et autres.

*
* *

On peut se demander comment le *temps*, qui n'est pas un agent physique, intervient d'une façon efficace dans les phénomènes.

A la réflexion, la signification de ce facteur temps apparaît aisément. L'énergie thermique comprend deux facteurs indépendants : la *température* et la *quantité de chaleur*. C'est de la quantité de chaleur absorbée par l'animal que dépendent les modifications de son organisme. Ces modifications se somment, s'accumulent, en sorte qu'un être, qui peut supporter sans périr une température donnée pendant un certain temps, finit par succomber après quelques heures. Or, la quantité de chaleur est liée au temps ; elle en est une certaine fonction. En effet, soit θ_1 la température du milieu et θ celle de l'animal à un instant t. Au bout d'un temps très petit dt, il aura absorbé une quantité de chaleur dQ proportionnelle à l'écart de température et au temps (Newton), c'est-à-dire :

$$dQ = c.\ (\theta_1 - \theta)\ dt.$$

θ_1 est fixe, mais θ est variable et se rapproche de θ_1 avec le temps. Quant à c, qui est un coefficient de conductibilité, il dépend aussi du temps, car l'animal subit, à mesure qu'il s'échauffe ou se refroidit, des modifications dans l'état physique de ses albuminoïdes, des solutions où ils baignent, dans l'état physiologique de ses tissus (contraction, tonus) ; il met enfin en jeu, ou cesse de mettre en jeu des réactions défensives. Tous ces phénomènes modifient la conductibilité c du corps de l'animal. c et $\theta_1 - \theta$ sont donc tous les deux des fonctions du temps. On a donc :

$$dQ = f(t)\ dt,$$

d'où, pour la quantité de chaleur absorbée (ou perdue) par l'animal depuis le début de l'expérience :

$$Q = \int_0^t f(t)\ dt = F(t).$$

Ainsi, les variations de l'état d'activité et de sensibilité avec le temps, ne représentent autre chose que les modifications

internes produites par les quantités de chaleur absorbées ou perdues.

II. Pour saisir le mode d'action essentiel et profond, d'un agent physique tel que la chaleur, sur les êtres vivants, pour l'apercevoir, dégagé des manifestations particulières par lesquelles chaque espèce animale l'exprime, selon l'aspect particulier qu'impose sa structure organique, il faut faire porter les observations sur un champ d'étendue considérable. Mais, sur un domaine aussi vaste, toutes les recherches ne peuvent être poussées également loin. Avant de s'enfoncer dans l'analyse des mille détails particuliers du phénomène, de suivre les manifestations de celui-ci, ses méandres, ses retours, ses pertes et ses résurgences, et d'essayer de découvrir le mécanisme qui produit tous ces aspects, il est utile d'étudier le phénomène d'une façon qualitative sur un grand nombre d'animaux appartenant à des classes variées. On risque moins ainsi de s'égarer et de prendre une perturbation due à une particularité individuelle ou spécifique pour un phénomène général. Grâce à ces observations qualitatives nombreuses et variées, on s'oriente, on reconnaît les grandes directions autour desquelles s'alignent les faits, les métamorphoses successives du phénomène au cours de son développement, et l'ordre dans lequel se succèdent ses diverses manifestations. Enfin, on distingue et on énumère les variables indépendantes qui définissent la cause active et interviennent dans ses effets.

La partie de ce travail consacrée à l'étude qualitative des effets de la chaleur et du froid, sur l'activité de relation, est celle qui se rapporte aux animaux marins. Elle a porté sur les espèces suivantes : Anémones (*Sagartia parasitica*) ; Seiches (*Sepia officinalis*) ; Bernards l'Ermite (*Eupagurus bernhardus*) ; Arénicoles (*Arenicola piscatorum*) ; Nereïs (*Nereilepas fucata*) ; Siponcles (*Sipunculus nudus*). On les a étudiés de deux façons différentes. Dans une première série d'expériences, seule la température était changée, l'animal restant intact, ne subissant aucune modification artificielle.

Cette recherche a mis en lumière les principaux phénomè-

nes causés par la chaleur. Les traits généraux de ceux-ci sont indiqués brièvement au paragraphe suivant.

Ces expériences amenaient à penser que la chaleur n'agissait pas comme cause modificatrice immédiate de l'activité des animaux, mais, indirectement, en influençant leur chimisme physiologique. Elle le modifie soit en accélérant (ou retardant) des réactions qui à l'état normal se déroulent lentement, soit en favorisant la naissance d'autres réactions, inhibées à la température ordinaire par des résistances passives intermoléculaires, soit enfin en arrêtant celles qui se produisaient au contraire dans ces conditions. Pour vérifier cette conception du mode d'action de la chaleur et du froid, une seconde série d'expériences a été instituée. Dans celles-ci, en même temps qu'on les soumettait à des températures variées, *on altérait* artificiellement *la composition chimique normale* des animaux, en injectant dans leur corps des solutions de substances étrangères pouvant produire quelque perturbation physiologique perceptible. Ces perturbations étaient en général, par les différences thermiques, amplifiées, arrêtées, diminuées ou transformées. On étudiait en même temps l'action spécifique de ces substances sur la vie et l'activité des Invertébrés.

Six substances ont ainsi été éprouvées successivement (dans le présent travail ne sont rapportés que les résultats de l'une d'entre elles) sur chacun des êtres marins ci-dessus énumérés, à plusieurs températures.

Environ 300 expériences ont ainsi été instituées sur des Invertébrés marins, normaux, ou injectés. Les substances chimiques injectées aux animaux — toujours en solution dans l'eau de mer et par conséquent *isotonique* avec eux — ont été les suivantes : Alcool (à des concentrations variées) ; Acide acétique (id.) ; Strychnine (id.) ; Carbonate de soude alcalin (id.) ; Azotate d'aconitine (id.) ; Chloroforme (concentration fixe : saturation),

Toutefois, si vaste qu'ait été cette randonnée à travers le monde animal pour l'interroger sur un point de sa physiologie, elle ne pouvait suffire pour donner la connaissance des lois. Quand un explorateur pénètre dans quelque région incon-

nue de l'Atlas ou de l'Asie centrale, il note sans doute, sur ses livres de route, l'aspect du pays, hérissé de montagnes ou semé de marécages, fertile ou désertique. Il relève l'importance des lieux habités, la densité de la population, les mœurs des autochtones, leurs institutions. Mais il ne borne pas là son ambition : il cherche par des mesures trigonométriques à fixer la hauteur des principaux sommets, à déterminer les coordonnées géographiques des coudes des fleuves.... de façon à pouvoir dresser une carte de la région sur des données précises. Les mesures ainsi relevées ont une valeur incomparable : seules, elles permettent de figurer avec certitude le relief du sol et la distribution des cours d'eau ; par suite, de comprendre la structure architectonique de la région.

De même, il a semblé nécessaire de procéder, — au moins sur les groupes d'animaux qui s'y prêtent le mieux, — à de telles mesures numériques de l'activité motrice. J'ai choisi les trois espèces suivantes de Vers de terre : *Allolobophora fœtida*, *Allolobophora putris*, *Lumbricus herculeus* (je n'ai rapporté dans ce travail que les expériences faites sur les deux premières espèces) et un Gastéropode très commun : *Helix aspersa*.

Le choix des animaux s'est montré avantageux et la méthode féconde en résultats. C'est sur les mesures recueillies que j'ai pu apercevoir quelques-unes des lois importantes de l'activité motrice, — lois dont il a été fait mention plus haut —. J'ai cherché ensuite les causes des phénomènes.

Les Vers de terre sont des animaux assez simples, d'une structure anatomique aussi régulière que possible, puisqu'ils sont formés de mérides alignés, presque identiques d'un bout du corps à l'autre ; mais surtout ce sont des êtres dépourvus d'*organes sensoriels spécialisés et concentrés* (à part les organes sensitifs disséminés dans la peau).

La sensibilité est répartie uniformément sur toute la péri-phéeie du corps. Or dès qu'un animal possède des organes sensoriels différenciés, toute une vie nerveuse complexe se superpose à la vie obscure de son activité ganglionnaire.

Les Vers de terre semblent donc favorables à l'étude de l'action physiologique de la chaleur.

Les Escargots offrent également plusieurs avantages. Ils ont montré les mêmes lois que les Vers.

Ces lois, je n'ai pas pu les expliquer par la seule action de la chaleur sur les réactions chimiques, contrairement à ce que j'avais cru d'abord.

Il a donc fallu songer à faire intervenir des modifications de la structure physique des liquides colloïdaux organiques (protoplasma et réserves) pour représenter l'allure des phénomènes. Pour contrôler les hypothèses faites à ce propos, j'ai entrepris l'examen à l'ultramicroscope des liquides organiques d'animaux soumis à divers degrés d'échauffement ou de refroidissement, pendant une durée plus ou moins longue. Ces recherches ont vérifié et précisé les hypothèses faites ; elles les ont en outre complétées.

III. — Je voudrais à présent indiquer, en un aperçu très général, les faits biologiques qui se dégagent des observations.

1) Le froid ralentit et diminue l'activité motrice ; le chaud l'accélère et en augmente la force.

On a donc, par le froid, un moyen d'allonger la durée d'un phénomène que l'on veut étudier, ou bien de l'amoindrir. Inversement, par la chaleur, on peut précipiter sa marche et en augmenter l'intensité.

2) Ensuite, en pleine lumière, se détache un phénomène qui s'impose à l'attention par sa constance, et qu'on a observé dans toutes les expériences. C'est l'*oscillation dans le temps de la sensibilité et de l'activité motrice des animaux*. Bien que ce phénomène rende les êtres vivants difficilement comparables à eux-mêmes, on ne peut songer à l'éliminer : il constitue une des principales différences entre la Biologie et la Physique. Il semble *que la vie soit un phénomène périodique* s'exprimant par une fonction complexe, alternativement croissante et décroissante.

Si l'on songe que les fonctions organiques comme la respiration, la circulation, la digestion, sont elles-mêmes des phénomènes périodiques, on ne s'étonnera pas que l'activité de relation, qui s'est greffée sur les premières et en forme comme le prolongement et l'auxiliaire, renferme aussi, en elle, ce

caractère rythmique. Dans la vie active et sensible des êtres supérieurs, des Mammifères par exemple, et plus encore des Reptiles, ce caractère particulier se retrouve. Chez l'homme, c'est un rythme nycthéméral, le repos de la nuit succédant à l'activité du jour. Cette dernière est sectionnée chez beaucoup de peuples en rythmes plus courts. L'attention présente à un plus haut degré encore ce caractère oscillant : elle est sujette à des fluctuations perpétuelles, elle est essentiellement discontinue, coupée de phases de repos; elle s'évanouit et renaît.

On peut se demander si l'oscillation de l'activité motrice et sensitive, observée chez les Invertébrés, n'est pas due, elle aussi, à des périodes de repos ou de sommeil qui viennent, à intervalles assez courts, interrompre la série des manifestations de la vie de relation. Elles seraient occasionnées par l'épuisement rapide des réserves contenues dans les centres nerveux. Ces réserves, en quantité très faible, auraient besoin d'être reconstituées. Ou bien encore, l'oxydation, lente et minime chez les animaux à sang froid, les Invertébrés surtout [1], ne permettrait pas un emploi intensif, une utilisation continue et prolongée des matériaux dont les transformations chimiques sont la source de l'activité nerveuse et musculaire.

On n'a guère étudié jusqu'ici le sommeil ou la torpeur des Invertébrés. Peut-on même parler d'un véritable sommeil pour ces êtres ? Le sommeil est caractérisé par la rupture des relations normales qui existent entre les fonctions sensitives et motrices et la vie supérieure de l'esprit, le monde des associations psychologiques ; par un dérangement aussi du mode ordinaire d'organisation de nos pensées.

Le sommeil proprement dit, au sens où nous l'entendons d'habitude, suppose donc un véritable cerveau, pourvu de sphères d'association, ou de centres fonctionnels qui en tiennent lieu.

Il n'existe peut-être que chez les Vertébrés, et même chez

(1) Chez les vertébrés marins (Poissons), l'existence d'un système nerveux central, que l'on peut considérer comme une sorte d'accumulateur d'énergie nerveuse, permet une activité beaucoup plus longue.

les Vertébrés supérieurs seulement. Et puis, y a-t-il partout, dans le règne animal, entre l'état de veille et de sommeil, une différence aussi tranchée que nous l'admettons d'ordinaire? Même chez les Mammifères les centres ne sont, durant la période de repos, ni totalement inertes ni absolument insensibles.

Ressemblance frappante avec l'état observé chez les Invertébrés pendant les phases d'engourdissement où ils tombent périodiquement. Leur activité n'est pas nulle, mais elle est difficile à mettre en branle; leur sensibilité n'est pas éteinte, mais son seuil est très élevé.

Quoi qu'il en soit, l'existence d'un état de torpeur plus ou moins profond (état somnoïdal, inertie, vie ralentie) à phases courtes et fréquentes, explique seule les singulières variations observées sur tous les animaux, à toutes les températures. Pour préciser je cite quelques exemples. Des Seiches (à 10°, à 23°, à 14°), après être tombées dans un état d'engourdissement complet au point de *se laisser déplacer sans réagir*, se mettent à nager spontanément, à s'enfuir à l'approche de l'observateur; elles présentent en outre une sensibilité très fine [1]. Plus singulière encore est la conduite des Bernards l'Ermite. En voici deux (expér. du 29 octobre 1909) [2] qui, à 6°, sont dans un état d'activité amoindrie. A 11 h. 37 : l'un des Bernards semble reprendre un peu d'activité. Il se met à marcher, fait plusieurs fois la traversée de sa cuve et redevient « peureux » au moindre choc. L'autre, également, paraît moins inerte que tantôt. Dans les heures suivantes, l'un reste beaucoup plus actif que l'autre. Ce dernier est insensible et inactif : il ne remue même plus quand on le touche. Mais voici que les choses changent. A 5 heures ($\theta = 3°$) le plus inerte des deux est à présent le plus actif. Mis sur le dos, il a réussi à se retourner seul; il remue les pattes. L'autre est immobile, inerte à son tour. A 5 h. 30, le Bernard le moins vif durant tout le jour est resté actif et sensible, réagissant (bien que fai-

(1) Expériences des 20 et 23 octobre 1909; pages : 198-9; 194-5.
(2) Page 191.

blement) au contact, et capable de se remettre seul sur ses pattes, ce que l'autre ne peut plus faire depuis longtemps. Ainsi, une longue période de repos a rendu ce Bernard plus capable de réagir contre l'action paralysante du froid, alors que celui qui longtemps était resté actif, tombe dans un engourdissement profond [1].

Le 30 octobre, même phénomène, plus singulier encore. A 5 h. 10, la température venant de tomber doucement à 6°, « je remarque une recrudescence d'activité chez les Bernards. L'un surtout, *celui qui était au début le moins actif des deux*, fait plusieurs fois le tour de sa cuve, s'accroche au thermomètre, et se remet rapidement sur ses pattes quand on le place sur le dos. Les mouvements de l'autre sont plus lents [2]. »

La même chose se passe aux températures élevées.

3) Tandis que chez certaines espèces il y a une véritable séparation, une indépendance à peu près complète des fonctions de la vie végétative et de celles de la vie de relation, chez d'autres animaux, au contraire, (les Seiches,-par exemple), la liaison entre les deux ordres de phénomènes est des plus étroites. Le froid, on l'a vu, suspend plus ou moins rapidement et complètement l'activité motrice et la sensibilité des êtres.

Les Anémones, les Nereilepas, les Pagures, les Siponcles, les Arénicoles... etc. à une température plus ou moins basse, comprise en général entre 10° et 2°, s'engourdissent, deviennent inertes et insensibles. Pendant qu'ils sont dans cet état, les fonctions de la vie de nutrition (respiration, circulation...) continuent à s'effectuer, soit lentement, soit presque normalement, mais toujours avec une intensité suffisante pour que l'animal continue à vivre.

Voici par exemple des Bernards. Alors que les fonctions de relation sont à peu près abolies, que l'animal demeure sans mouvement, réagissant à peine, avec un long retard, à des excitations répétées, la respiration semble se poursuivre nor-

(1) Page 191.
(2) Page 191.

malement. Elle ne subit aucune atteinte sensible, si l'on en juge par les battements très rapides des organes externes (scaphognathites et fouets). Considérons au contraire des Céphalopodes : à mesure que la vie de relation s'éteint, les fonctions de la vie végétative fléchissent. Les deux catégories de phénomènes sont ici étroitement unies et la disparition de l'une entraîne l'évanouissement de l'autre. Ainsi avons-nous vu les Seiches mourir toutes à 8°, par paralysie respiratoire concomitante à la paralysie des organes de locomotion. Et la liaison apparaît saisissante, quand on aperçoit l'activité motrice de relation venir en quelque sorte au secours de la vie végétative menacée, quand, sous l'action du malaise respiratoire, on voit la Seiche prendre une attitude défensive, dresser les bras, se projeter violemment en arrière, à plusieurs reprises, nager rapidement autour de sa cuve, jeter enfin de l'encre.

Quelle est l'origine de cette différence entre les Seiches et les autres Invertébrés examinés ? Je pense qu'il faut la chercher dans l'extrême concentration du système nerveux ganglionnaire des Céphalopodes. Chez ces animaux, les ganglions cérébroïdes, pédieux et viscéraux sont fusionnés en une seule masse. Si l'on songe aux irrégularités respiratoires observées lorsque la température approche de 8°, aux périodes de suspension, suivies de périodes d'accélération de la fonction, si l'on observe surtout qu'on a pu rappeler à la vie, en pratiquant la respiration artificielle, des Seiches dont la fonction respiratoire était abolie, on ne peut s'empêcher de comparer ces animaux aux Vertébrés supérieurs.

4) L'action du chaud et celle du froid semblent, à première vue, aboutir au même résultat : l'immobilité. Mais un peu d'attention montre bien vite des différences profondes : les basses températures produisent un état de somnolence, d'engourdissement, mais l'action du froid est immédiatement *réversible*. Remis à la température normale, les fonctions reparaissent, à mesure que l'animal se réchauffe. L'organisme revient à son état initial ; il semble n'avoir conservé aucune trace de son passage au froid.

Les températures élevées produisent la stupeur, l'abattement, la paralysie ; l'être vivant est dans un état de malaise : il suffoque. L'action du chaud est, sinon irréversible absolument, du moins *très lentement réversible*. Replacé dans son milieu habituel, l'animal ne reprend pas son activité ordinaire à mesure que sa température baisse. Des modifications durables se sont opérées en lui.

5) Un autre fait biologique intéressant, observé plusieurs fois pendant les expériences, est le suivant :

Lorsque des animaux sont placés dans des conditions thermiques nocives, qui produisent chez eux un état de malaise, et peuvent même amener la mort si elles se continuent longtemps sans interruption, on voit se produire une amélioration très nette de leur état physiologique et un renforcement des résistances, quand on les laisse quelques instants à l'air libre, à la température ordinaire. Il en est de même si on laisse la température se rapprocher de la valeur normale, fut-ce un temps très court, et de quelques degrés seulement.

Ainsi une Seiche mise à 8°, au bout de *treize* minutes déjà paraissait presque morte. On la retire et on la laisse se rétablir à 17° pendant cinquante minutes. On la replonge ensuite dans le bain froid. Eh bien, dans ces conditions, elle résiste pendant *vingt-trois minutes*, non pas seulement à une température de 8°, mais aux températures de 7°5 ; 7°, et même 6°5. Après ces vingt-trois minutes elle peut encore reprendre vie.

6) Dans toutes les expériences où les conditions thermiques s'écartent de la normale, les animaux manifestent des réactions défensives comme s'ils étaient attaqués par quelqu'ennemi.

Au froid : on les voit se contracter, se recroqueviller.

Les *Nereilepas* se raccourcissent d'environ un tiers de leur longueur. Leurs parapodes se serrent les uns contre les autres. Les Siponcles se contractent aussi.

Les Bernards essayent de fuir, de grimper à la paroi ; ils saisissent le thermomètre se rétractent sur eux-mêmes, rentrent enfin dans leur coquille. Bien plus, à mesure que la température devient plus mauvaise, on voit ces Crustacés repren-

dre de l'activité, s'agiter davantage (tandis que la température *varie*).

Les Seiches essayent des moyens variés de lutte : elles changent constamment de couleur, jettent de l'encre et prennent une véritable attitude de défense contre les circonstances hostiles : les bras dressés, dans une attitude très caractéristique de combat.

Au chaud, cette attitude défensive des Seiches est plus constante encore. L'animal la maintient presque toute la journée. Ce sont aussi des mouvements de fuite, la projection violente du corps en arrière, la nage rapide autour de la cuve. Puis, les causes nocives l'emportent, et l'animal tombe dans un état de prostration plus ou moins accentué.

7) Lorsque les animaux sont placés au froid, on constate, en faisant l'épreuve de leur sensibilité, un *retard* de plus en plus accentué de la réaction, à mesure que la température s'abaisse.

8) Quand la variation de température à laquelle on soumet l'animal n'est pas trop considérable, celui-ci, après une période de trouble des fonctions, finit par s'adapter. Au bout d'un temps plus ou moins long, son organisme se met en équilibre avec les conditions qui lui sont imposées.

9) Enfin, alors que tous les autres mouvements sont éteints, les *derniers qui subsistent sont de légers mouvements rythmiques*. Si l'on songe que les fonctions de la vie végétative, respiration, circulation, digestion... ont, par eux-mêmes, ce caractère périodique, on comprend, en tenant compte de la solidité particulière de ces fonctions, la survivance de ces mouvements rythmiques. Il semble que les pulsations, les battements de la vie végétative soient les soubassements sur lesquels s'est élevée et repose toute l'activité de relation.

Si l'on injecte des substances étrangères : alcool, strychnine, acide acétique, carbonate de soude alcalin... etc., dans le corps d'un animal, quels que soient les effets spécifiques de ces substances, en opérant à des températures graduellement échelonnées, on voit ces effets s'accentuer à mesure que la température croît. Ceci résulte, comme on le verra plus loin,

de la loi d'accélération des réactions avec la température.

Ainsi, une faible dose : 0 cc. 25 d'alcool à 10°, injectée à un Bernard maintenu à une température de 26°, le tue en 40 minutes, tandis que les animaux non injectés vivent plus de 12 heures dans les mêmes conditions thermiques et que d'autre part un Bernard injecté de 0 cc. 30 de la même solution, mais tenu dans une cuve dont la température est 10°, ne présente des troubles que pendant une à deux minutes.

Mais chez les êtres vivants, les phénomènes n'ont jamais la simplicité d'une réaction chimique. *Le phénomène perturbateur amène une réaction physiologique* qui tend à le limiter, à s'opposer à lui. Certains organes ou certaines humeurs fixent et transforment les poisons, sécrètent des anticorps, tandis que d'autres organes, les néphridies, la peau... tendent à éliminer ces poisons au dehors. L'effet produit est la résultante de ces actions antagonistes. *Il y a lutte de vitesse entre les deux phénomènes opposés*. Le résultat est la mort ou la survie.

Aux températures élevées, l'action perturbatrice du poison se produit avec une rapidité foudroyante. L'animal est terrassé ; ses fonctions sont abolies avant que la réaction défensive ait pu intervenir.

Ainsi une Arénicole injectée de 0 cc. 25 d'acide acétique au titre $\frac{N}{7}$ ou $\frac{N}{10}$ meurt à 26°, en état de contraction, au bout de 15 minutes. De même une Seiche injectée d'une faible dose de strychnine meurt paralysée, à 24°-25°, en une demi-heure environ.

Aux températures moyennes, souvent le résultat demeure quelque temps incertain. Quelle sera l'issue de la lutte entre les puissances de destruction et les actions qui tendent à rétablir l'équilibre vital ? L'issue dépend d'un faible écart thermique en plus ou en moins. On voit alors le phénomène morbide se prolonger, puis l'animal tomber exténué ; il semble frappé à mort. Cependant, après un temps plus ou moins long, l'élimination ou la neutralisation d'une partie de la toxine ayant eu lieu, on aperçoit les fonctions essentielles, timidement et irrégulièrement renaître, se manifestant d'abord à des inter-

valles de temps très espacés, puis plus rapprochés. Enfin elles augmentent en force et en intensité, d'autres organes se réveillent, et l'animal qui semblait mort reprend son activité.

C'est ce que montrent par exemple, d'une façon particulièrement frappante, des Seiches injectées de strychnine et maintenues à des températures comprises entre 15° et 10°, ou bien des Bernards qui ont reçu de l'alcool, de l'acide acétique, du carbonate de soude.

Mais bien souvent aussi, la substance toxique, pendant son action, même transitoire, a frappé une fonction vitale essentielle, comme la respiration ou la circulation. Elle a suspendu l'activité durant un temps suffisant pour que l'être vivant ne puisse plus se rétablir. La mort s'ensuit. Ainsi une Grenouille, prise à 15°, à laquelle on injecte sous la peau 0 cc. 5 de sulfate de strychnine à $\frac{1}{2.000}$, est prise de secousses tétaniques, puis tombe en contracture cataleptique, et finit par mourir dans un état de rigidité absolue. Mais, dans ce cas, il est souvent possible, par des interventions légères, de sauver l'animal. En prenant par exemple une Grenouille strychninisée à 15°, lui ouvrant de force la bouche, et, par des passes sur la gorge la forçant à déglutir l'air de temps en temps, on arrive à la conserver vivante pendant un temps suffisant pour que l'élimination du poison puisse se faire. Alors les secousses spasmodiques réapparaissent, puis, finalement, à leur tour, s'évanouissent. En moins de 24 heures, généralement, l'animal a repris son aspect normal. J'ai rappelé ainsi à la vie, un grand nombre de Grenouilles tétanisées, tandis que les témoins abandonnés à eux-mêmes mouraient. J'en peux dire autant des Bernards-l'Ermite qu'on ramène à la vie en les plaçant à l'air et en agitant avec une pointe leurs scaphognathites. On y arrive parfois même en les plaçant seulement dans l'eau froide.

A basse température, l'effet chimique du liquide injecté est arrêté. Le froid augmente la viscosité. Les réactions entre la substance injectée et la matière organique n'ont pas lieu : le poison ne se fixe pas sur les tissus. Ou bien, elles ont lieu si

lentement que les effets sont pratiquement nuls. Aussi longtemps qu'il est maintenu au froid, l'animal ne présente aucun symptôme morbide (à part, bien entendu, le cas où le froid lui-même tue l'animal, comme il arrive avec les Seiches à partir de 8°-9°).

Si l'on retire l'animal du milieu froid où il est et qu'on le ramène à la température normale, deux cas peuvent se présenter :

1° Si le temps écoulé depuis qu'il a reçu l'injection, est considérable — par exemple 48 heures pour une Grenouille strychninisée $\left(0 \text{ cc. } 5 \text{ à } \frac{1}{2.000}\right)$ et placée dans une glacière à 2° — l'animal ne manifeste aucun trouble physiologique. L'élimination et la neutralisation de la toxine ont eu le temps de s'effectuer bien que les fonctions soient extrêmement ralenties.

Les Invertébrés que j'ai observés semblent éliminer plus difficilement les substances étrangères que les Vertébrés.

Ainsi trois Bernards injectés de strychnine le mercredi 12 octobre et mis, l'un à 26°, un autre à 16° et le dernier à 3°, présentent encore, plus de trois jours après l'opération, le samedi 15, des signes de paralysie motrice. Les effets ne disparaissent entièrement que dans le courant du cinquième jour. De même des Arénicoles qui ont reçu du carbonate de soude et qui semblent avoir recouvré leur activité meurent le lendemain soir ou le surlendemain de l'opération.

2° Si le temps écoulé n'est que de quelques heures (8 heures par exemple pour une Grenouille) le poison est toujours là, prêt à agir, retenu seulement. Il est empêché de former des combinaisons avec les éléments du système nerveux par la trop grande viscosité chimique qu'occasionne le froid. Dès qu'on coupe le fil de cette épée de Damoclès, elle tombe. Presque aussitôt ramené à 15°-18°, l'animal manifeste de l'agitation, puis des symptômes morbides. Il meurt alors, comme s'il venait d'être injecté, en état de contracture extensive des membres, tandis que quelques instants plus tôt, rien ne trahissait l'existence du poison qu'il portait en lui. C'est un condamné à qui l'on fait attendre l'exécution de sa sentence.

En résumé, il en est ici comme dans l'envahissement microbien : tout dépend de la brusquerie de l'attaque. Si, comme Metchnikoff l'a montré, l'organisme a le temps de faire affluer sur le lieu où les microbes ont pénétré, ses défenseurs naturels, les phagocytes, l'être est le plus souvent vainqueur dans la lutte. Mais si, pour une cause quelconque (intoxication, narcose, réfrigération, maladie) la réaction défensive est retardée ou l'attaque précipitée, l'organisme est irrémédiablement atteint et succombe. Dans le cas ici étudié, c'est l'élimination excrétoire qui joue un rôle analogue à celui des phagocytes. Le temps a une importance de premier ordre dans les phénomènes de la Biologie.

*
* *

Quel est le mécanisme d'action de la chaleur sur les êtres vivants ?

Son influence est indirecte. Elle agit sur les réactions chimiques intraorganiques et sur l'état physique des colloïdes protoplasmiques.

1° L'élévation de température accroît la vitesse des réactions chimiques. Cette augmentation obéit à la loi de Van' t Hoff et Arrhénius :

$$\text{Log } V = -\frac{A}{\theta} + C,$$

(où V désigne la vitesse, θ la température, A et C deux constantes). Aussi, voit-on s'exagérer la respiration, les battements du cœur, l'activité motrice générale, à mesure que s'élève le degré thermique.

2° A partir d'une certaine température, un nouveau phénomène, jusque-là inaperçu, commence à intervenir de plus en plus nettement, se superposant au premier et le déviant : c'est le phénomène physique de changement d'état des substances colloïdales qui constituent le protoplasma et ses réserves. La chaleur peut, dans certaines conditions, produire leur coagulation. La coagulation dépend de deux termes : 1° le degré thermique et 2° le temps. Elle a lieu quand une certaine *quantité de chaleur* $Q = \int_0^t c\,(\theta - \theta_{\text{opt.}})\,dt$ a été absorbée, au-

dessus d'une certaine température critique, par les albuminoïdes. Les diverses substances albuminoïdes organiques n'ont pas la même température critique ni le même taux énergétique de changement d'état.

Dans le nerf de la Grenouille, Brodie et Halliburton ont pu distinguer quatre substances protéiques caractérisées par leurs températures différentes de coagulation. La plus basse de ces températures produit à elle seule la mort du tissu.

Avant la prise en masse du coagulum, on observe toute une série de stades préparatoires, d'états de précoagulation. L'ultramicroscope révèle ceci : à mesure que s'accroît la température et la *durée d'exposition* de l'albuminoïde à la chaleur, les grains colloïdaux deviennent plus nombreux et plus brillants. De nouveaux grains excessivement fins se forment (c'est-à-dire deviennent séparément visibles) et les grains anciens grossissent. Chez l'être vivant, ces états de précoagulation se traduisent, sur l'activité motrice, par un abaissement de celle-ci. La vitesse de reptation d'un Ver, d'un Escargot... est diminuée. Mais chez l'animal VIVANT, des mécanismes et des phénomènes divers ne tardent pas à entrer en lutte avec le processus mortel qui se développe. Des diastases décoagulantes sans doute se forment. On voit en effet disparaître à la longue les effets stupéfiants produits par la chaleur, quand on soustrait, à temps, les animaux à son influence. On voit même ceux-ci s'adapter à la longue à des températures élevées qui, tout d'abord, s'attestaient nocives ou mortelles pour eux.

Cette granulolyse, admise d'abord par induction, j'ai pu en vérifier directement l'existence à l'ultramicroscope. Ayant maintenu une Ecrevisse (*Astacus fluviatilis* var. *nobilis*) pendant 10 jours dans un bain à 25°5-26°3, j'ai compté ensuite, à l'ultramicroscope, le nombre des grains colloïdaux séparément perceptibles contenus dans un volume déterminé du liquide de sa cavité générale. Ce nombre était beaucoup plus considérable qu'avant le chauffage du même animal et que chez les témoins non chauffés. Ayant ensuite remis l'Ecrevisse chauffée à la température de 10°-11° et l'y ayant laissée quelques jours, une nouvelle numération à l'ultramicroscope a permis de con-

stater que le nombre des grains colloïdaux était retombé à la normale, et même, un peu plus tard, était tombé *au-dessous* du nombre normal. Des expériences de refroidissement ont laissé voir des faits inverses.

On sait que l'alcool et les acides produisent sur l'albumine la même action que la chaleur : ils la précipitent. Il est facile, d'après cela, de comprendre pourquoi, dans nos expériences, les animaux à qui on a injecté de l'alcool ou de l'acide acétique dilué, présentent, à 15° par exemple, les manifestations que les témoins intacts ne montrent qu'à 25° ou 26°. Les deux effets concordants se superposent. En outre, la chaleur intensifie les réactions chimiques perturbatrices produites par ces solutions. C'est pourquoi, sans doute, les deux actions physiques de coagulation, comme E. Duclaux l'a montré, dans le cas de diastases ou d'acides qu'il faisait intervenir tantôt séparément, tantôt simultanément, ne s'additionnent pas seulement, mais produisent un effet résultant plus considérable que leur somme.

Les effets, en apparence semblables, du froid et du chaud sont obtenus par des mécanismes différents : le froid augmente la viscosité des solutions et par suite les résistances passives aux réactions chimiques. Mais la viscosité change immédiatement avec la température. La chaleur augmente le nombre et, la grosseur des grains colloïdaux, les agglutine ensemble et, par là, provoque aussi une entrave aux réactions chimiques. Mais le mécanisme n'est pas le même et il y a des effets rémanents qui peuvent persister des semaines. Chez les animaux élevés en organisation, les Grenouilles, les Seiches, la mort thermique survient avant la coagulation des matières protéiques. Claude Bernard a montré que le muscle d'une Grenouille placé dans un liquide à plus de 37° ne se contracte plus sous l'action d'une décharge électrique portée sur son nerf moteur. Il est paralysé (le nerf reste excitable). Refroidi, le muscle reprend son activité (Schmulewitsch). Ce qui tue l'animal ce n'est donc pas la paralysie définitive des muscles coagulés et encore moins celle du nerf. C'est la suspension momentanée de la fonction respiratoire, par suite de l'action de la chaleur sur les *centres*

nerveux. Ce qui le démontre, c'est qu'on peut, par des manœuvres de respiration artificielle, ramener à la vie les animaux qui, autrement, succombent.

J'ai indiqué déjà l'existence de plusieurs fluctuations rythmiques de l'activité motrice. La cause de certaines de ces ondes d'intensité paraît évidente ; pour d'autres, il y a doute, et je me suis borné à comparer les conséquences d'une ou plusieurs hypothèses avec les faits.

a) La décroissance lente et prolongée de l'intensité de l'activité motrice au cours de plusieurs jours est due à l'accumulation des *effets résiduels* de la chaleur, à leur sommation dans le temps.

b) Le rythme nycthéméral est évidemment produit par la *lumière* du jour alternant avec l'obscurité de la nuit.

c) J'ai tenté d'expliquer le rythme horaire ou plurihoraire, par la *réparation* qui succède aux phases de *dépense*. Ces deux périodes alternatives se règlent mutuellement en intensité. Les produits de désintégration joueraient le rôle de catalyseurs positifs ou négatifs.

d) Enfin, pendant une même période continue d'activité, la variation de l'intensité de celle-ci, qui commence par croître, pour décroître ensuite, semble pouvoir — au moins comme première approximation — être rattachée à une *réaction autocatalytique*. L'activité elle-même, par un des produits de désintégration qu'elle engendre, agit d'abord comme catalyseur positif de la réaction dynamogène : elle augmente sa vitesse. Mais en même temps la masse de ces réserves dynamogènes diminue, ce qui tend à ralentir la réaction. L'expression analytique des réactions autocatalytiques fournit en effet une formule qui représente assez bien la forme de la « *courbe d'activité momentanée* ».

Il y a, en Chimie physique, une autre loi thermique, due également à Van' t Hoff ; elle est relative aux systèmes *en équilibre chimique*. Elle est un aspect particulier de la loi générale des phénomènes réciproques, formulée par M. Le Châtelier en Chimie, et, en Physique par M. Gab. Lippmann.

La loi du déplacement de l'équilibre par variation de température peut être énoncée de la façon suivante :

Considérons un système chimique en équilibre stable, à une température donnée T, sous l'action d'un certain nombre d'agents physiques et chimiques. Si l'on *augmente* la température il se produit une modification de l'état du système. Ce phénomène est tel, que, produit à la température T il *absorberait* de la chaleur. Le phénomène inverse aurait lieu si l'on abaissait la température.

On peut se demander si cette loi joue un rôle dans les manifestations physiologiques des êtres vivants maintenus à diverses températures.

La première question qui se pose est celle-ci : un être vivant est-il assimilable à un système chimique *en équilibre?* Il semble bien que non, tout d'abord. L'état de vie semble précisément caractérisé par un va-et-vient incessant de phénomènes qui s'entrecroisent en bourdonnant comme des Abeilles dans une ruche. C'est le contraire de l'équilibre.

Le contraire de l'équilibre statique, oui. Mais c'est un équilibre dynamique. Car tous ces processus se balancent les uns les autres et maintiennent, au moins très longtemps, un état stable. En est-il autrement des équilibres chimiques? La plupart des Chimistes, aujourd'hui, considèrent l'équilibre d'un système comme résultant de deux réactions inverses qui s'accomplissent avec la même vitesse, et il y a longtemps que Prévost, dans sa théorie des échanges, avait présenté l'équilibre thermique entre plusieurs corps et leur milieu, comme résultant, pour chacun d'eux, d'une égalité entre perte de chaleur par rayonnement et gain par absorption.

Si l'on considère alors un animal comme une espèce de système chimique en équilibre, d'après la loi du déplacement de l'équilibre, quand on élève la température du milieu où il se trouve, il devrait être le siège de phénomènes qui absorbent de la chaleur. Or c'est justement le contraire qui se produit : l'animal s'agite, ou marche plus rapidement, et ses mouvements accélérés dégagent plus de chaleur. Il semble donc qu'il n'y ait rien à tirer de cette loi pour les êtres vivants.

Pourtant il faut y regarder de plus près. Chez les Plantes, d'abord, qui n'effectuent pas ou presque pas de mouvements, une élévation de température augmente et accélère la croissance et le développement. Il en est de même pour l'œuf et l'embryon des animaux : O. Hertwig l'a montré chez les Grenouilles. Or, la synthèse des matières protéiques, et de la nucléine à partir du cytoplasma, doit absorber de l'énergie.

On est induit ainsi à penser que le *mouvement*, chez les animaux, n'est pas le phénomène *premier* produit par l'augmentation thermique, mais un phénomène *second*.

N'y aurait-il pas un processus antérieur, dont il dérive, qui absorberait de la chaleur ? Ce pourrait-être soit une synthèse endothermique, soit une dissociation de composés exothermiques (c'est-à-dire de composés qui se *forment* avec dégagement de chaleur).

C'est dans le système nerveux qu'il faut chercher l'origine du mouvement et par conséquent l'absorption de chaleur. Parmi les substances qui agissent sur le système nerveux, l'excitent, et amènent, par suite, la contraction musculaire, il y a, en premier lieu, les sels. Ceux-ci, en se dissolvant et en intervenant dans les réactions électrogènes de la cellule nerveuse, absorbent de la chaleur, comme les piles. Les éléments nerveux peuvent être considérés comme de très petites piles réversibles *absorbant de la chaleur pendant leur fonctionnement isotherme*. Les charges électriques dégagées qui se propagent le long du nerf [1], comme les expériences avec le galvanomètre à corde l'ont bien montré, constituent-elles l'influx nerveux ou lui sont-elles seulement très intimement liées ? Question bien ardue et bien subtile, peut-être insoluble. Il est certain, toutefois, que l'électricité est, comme on l'a dit, l'excitant de choix du nerf. D'après la théorie électro-capillaire de la contraction musculaire, conçue par M. D'Arsonval, l'électricité conduite au muscle par la fibre nerveuse, en changeant brusquement les charges des surfaces hétérogènes de la fibre striée, amènent avec des changements de forme de ces surfaces, une variation

(1) Voir les travaux de MM. Lapicque, Keith Lucas, Nernst et autres.

rapide de la tension superficielle et aussi la décomposition des substances dynamogènes de réserve. Ainsi naîtrait la contraction musculaire. Celle-ci est accompagnée d'un *dégagement* de chaleur qui se poursuit même, d'après les expériences de Fick, après la fin de la contraction. Mais ce dégagement est un phénomène *consécutif* ; le phénomène initial, origine de l'excitation, absorbe de la chaleur. « Les actes vitaux sont *suivis* d'un dégagement d'énergie thermique » a écrit M. Dastre [1].

III. Les expériences et observations faites à l'occasion de ce travail ont fait ressortir quelques faits généraux.

Que les animaux soient injectés d'alcool ou de strychnine, qu'ils soient influencés par la chaleur seule, où qu'à celle-ci s'ajoute l'action perturbatrice d'un acide, *chaque espèce animale n'a à sa disposition qu'un petit nombre de mouvements de réaction.* Un Bernard-l'Ermite agite violemment ses pattes, les reploie sous lui et les allonge ; il étend ses pinces et les tient raides, en écarte les mors, ou, au contraire, plie ces pinces en faucille ; il tombe sur le dos, rentre dans sa coquille ou bien marche autour de sa cuve puis demeure immobile : voilà les seules réactions motrices qu'on obtient dans tous les cas. *Elles ne sont nullement spécifiques de l'agent perturbateur physique ou chimique mis en œuvre.* De même une Seiche fait un bond violent en arrière, dresse deux bras ou bien les écarte tous en couronne ; enfin elle jette de l'encre, sort ses bras préhensifs, et c'est tout ce qu'on lui voit jamais faire.

Une Arénicole se tord, sort et rentre sa trompe, oscille doucement de droite à gauche. Une Anémone s'ouvre et se ferme, ou bien reste ouverte ou strictement fermée. Elle peut encore incliner sa colonne. La série de ses actes moteurs est vite épuisée.

Les actes que peut faire un animal dépendent évidemment de sa structure anatomique, en particulier des *liaisons imposées* aux différentes parties de son organisme. Celles-ci sont mobiles les unes par rapport aux autres, mais les liaisons dont nous parlons ne leur permettent que certains déplacements à

(1) Préface à : Jules Lefèvre. *Chaleur animale*, p. XI.

l'exclusion de tous les autres. Une pince de Bernard peut se plier en ligne brisée, fléchir du côté de la bouche, mais non en sens opposé. Elle ne peut se tordre autour de son axe longitudinal. Les mors de la pince peuvent simplement se rapprocher ou s'écarter comme des branches de ciseaux. La considération de l'*énergie mise en jeu* dans l'organisme d'un animal et des conditions favorables et défavorables à son développement, *ne suffit pas à donner une image déterministe des actes de cet être.* Une même sorte d'énergie peut mettre en mouvement des machines très différentes, et le travail accompli par celles-ci ne dépend pas de l'énergie employée. Une machine mue par l'électricité peut percer des trous, scier du bois, propulser un véhicule, élever des charges, fournir de la lumière. Inversement des machines actionnées par des énergies différentes : électrique, thermique, mécanique... peuvent exécuter le même travail. Le travail accompli dépend non du moteur fournissant et élaborant l'énergie [1], mais de la *forme* et de l'*agencement des mécanismes exécuteurs*, c'est-à-dire des *liaisons* et des *propriétés géométriques* de ceux-ci. Il faudrait donc, pour rendre compte des actes moteurs chez un animal déterminé, étudier la structure et la disposition des éléments nerveux et des muscles et le fonctionnement que les liaisons imposent aux appareils (membres, appendices...).

Et les mêmes expériences mettent encore en lumière ceci : ces actes, ces gestes que font les animaux, du moins les animaux inférieurs, n'ont *aucune finalité*, aucun sens. Ils sont inutiles ; ils ne servent pas à préserver l'animal contre les influences nocives. On injecte de l'acide dans la cavité gastrique d'une Anémone : elle se ferme strictement. C'est justement le contraire qu'elle devrait faire pour se délivrer au plus tôt du poison. Une Arénicole, un Siponcle, dans les mêmes circonstances se tordent. Une Seiche mise dans un bain à température un peu élevée dresse deux bras ou jette de l'encre.

Pour les animaux inférieurs : Anémones, Siponcles, Vers de terre... il en est ainsi dans toutes les circonstances de la vie de

(1) Sauf en quantité.

l'individu. Chez les animaux supérieurs, les *sens différenciés* adaptent, d'une façon lointaine et par prévision, l'être au milieu. Ce sont alors les sens qui, par l'intermédiaire du système nerveux, font jouer les mêmes mécanismes pour les mêmes buts. Mais chez les êtres les plus élevés eux-mêmes, beaucoup d'actes se font encore directement, sous l'action immédiate de sécrétions organiques, sans que les sens et le système nerveux central soient intervenus. Là, les actions sont encore tout à fait dépourvues d'adaptation et de finalité.

Les expériences dans lesquelles on injectait, à toutes températures, aux animaux : de l'alcool, de l'acide acétique, de la strychnine, du carbonate de soude, ... ont montré la difficulté de modifier la composition chimique de la matière vivante. Celle-ci a une composition définie pour chaque espèce (ou plutôt dans chaque tissu de chaque espèce). M. Armand Gautier a établi que chaque espèce et même chaque race de Vigne, d'Acacia... était caractérisée par des produits (pigments, alcaloïdes, essences, chlorophylles) spéciaux, dérivés de protoplasmas ayant une constitution et des propriétés différentes. Même quand on les associe étroitement par la fécondation ou le greffage, les plasmas des diverses espèces ou races végétales ou animales conservent souvent leurs caractères propres et leur autonomie.

Plus difficilement encore que par l'hybridation ou la greffe la matière vivante laisse modifier sa composition chimique fondamentale par des facteurs chimiques et surtout physiques agissant sur elle. Les agents physiques n'apportent rien de nouveau par eux-mêmes. Ils ne font guère, comme la chaleur, que détruire ou au contraire accélérer des réactions qui se produiraient d'elles-mêmes lentement.

Quant aux substances chimiques injectées dans l'organisme, il y a sans doute des distinctions à faire entre elles.

α) Les substances minérales ou organiques simples, (comme celles dont il a été fait usage dans les expériences rapportées plus loin), très éloignées des matières albuminoïdes constitutives du protoplasma, ou bien détruisent l'être vivant en arrêtant une fonction essentielle ou en disloquant la molé-

cule protéique, si elles agissent violemment, ou bien, après avoir occasionné temporairement une perturbation physiologique plus ou moins grave, finissent par être éliminées complètement. L'organisme est un *filtre* qui laisse passer très rapidement ce qui est inassimilable (déchets, substances étrangères...). Le protoplasma conserve sa composition : il n'entre pas en combinaison stable avec les substances étrangères injectées en lui. C'est un système conservatif ou fermé.

β) D'autres substances plus voisines des albuminoïdes peuvent agir sur l'organisme, influencer les propriétés du protoplasma des cellules et des liquides interstitiels soit indirectement, soit directement. Tels sont les sérums immunisants, les produitscomme la crépitine qui engendrent l'anaphylaxie.

Ces matières, bien que détruites et éliminées, suscitent dans la substance vivante des réactions indirectes et directes dont les principales sont l'accroissement de la phagocytose et la production d'anticorps.

En résumé l'être vivant est beaucoup plus indépendant du milieu externe qu'on ne l'avait imaginé. C'est dans sa structure et dans sa composition chimique propres que se trouvent les causes de ses activités physiologiques et de leurs formes particulières. Les agents extérieurs ne sont, en général, que les causes occasionnelles qui font jouer le mécanisme tout préparé. Les études de Biologie doivent donc être orientées surtout vers la recherche du déterminisme *interne* des phénomènes physiologiques.

SECTION II

HISTOIRE ET ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

De tout temps, l'influence de la chaleur et du froid sur les êtres vivants a été remarquée par les observateurs de la nature. Sans remonter jusqu'à l'Antiquité, on trouve les naturalistes du XVIII[e] siècle préoccupés déjà de fixer, par des expériences précises, l'action de la température sur les animaux et les plantes.

La question peut être examinée de différents points de vue et les recherches ont été, en fait, poussées dans différentes directions. Cet aperçu historique indiquera rapidement les résultats obtenus dans les principales des directions suivies. Il sera divisé en six chapitres, d'après les matières traitées :

Chapitre I. — Limites thermiques de la vie et influence qualitative de la chaleur et du froid sur l'activité générale des êtres vivants.

Chapitre II. — Action de la chaleur et du froid sur les fonctions de divers organes ou appareils, en particulier, sur celles du nerf et des centres nerveux.

Chapitre III. — Premières tentatives pour formuler la *loi* d'action de la chaleur sur l'activité des fonctions physiologiques. *Loi de l'Optimum.*

Chapitre IV. — Recherche sur les *causes* physico-chimiques de l'accroissement de l'activité physiologique avec la température.

Chapitre V. — Recherches *quantitatives* sur l'action de la

chaleur et du froid sur l'activité musculaire, principalement sur la vitesse des pulsations cardiaques. Coefficient thermique. Comparaison avec la loi de Van't Hoff et Arrhénius.

Chapitre VI. — Recherches quantitatives faites, jusqu'à ce jour, sur *la vitesse de locomotion* à des animaux à sang froid, à diverses températures.

On a laissé entièrement de côté : la thermogénèse, la régulation calorifique des homéothermes, et le travail musculaire. Ces questions se trouvent admirablement traitées dans les ouvrages français récents de Laulanié, Georges Weiss, Jules Lefèvre, ainsi que dans plusieurs ouvrages étrangers.

CHAPITRE I

LIMITES THERMIQUES DE LA VIE. INFLUENCE DES DIVERS DEGRÉS DE CHALEUR ET DE FROID SUR L'ACTIVITÉ GÉNÉRALE DES ÊTRES VIVANTS.

Ce sont surtout les limites thermiques de la vie que les anciens chercheurs, et aussi les contemporains se sont attachés à déterminer.

Réaumur, dans ses admirables *Mémoires pour servir à l'Histoire naturelle des Insectes*, mentionne, d'après ses expériences personnelles, que les larves du *Bombyx pityocampa* peuvent supporter sans périr un froid de 19°R (24°C) au-dessous de zéro. D'autres Insectes sont tués à — 10° ou — 11° R.

Buffon s'est intéressé aux Hibernants. Il vit des Lérots s'endormir dès que le thermomètre marquait 10° ou 11° au-dessous de la glace. Il constata, en enfonçant un thermomètre dans le corps de ces Mammifères, que leur température interne était à peu près celle de l'air ambiant. Cette observation a été confirmée par Spallanzani et plus tard par Horwath. Celui-ci a trouvé une température interne de 1° chez un Ziesel (*Spermophillus citillus*), un jour que la température de l'air était aussi de 1°.

Ce n'est que pendant leur période de vie active que les Hibernants sont des animaux à sang chaud.

Quand on réchauffe ces Mammifères par degrés, ils se réveillent. Si le froid devient trop vif, par un hiver trop rigoureux, ils meurent.

Dans l'état de torpeur, Loirs, Lérots, Hamsters, Muscardins, Hérissons, Marmottes, quoiqu'immobiles, sont néanmoins sensibles à la douleur, si elle est vive. Ils poussent un petit cri

sourd si on les brûle. Les fonctions organiques : circulation, respiration, sécrétion... sont très amoindries. Les animaux ne s'alimentent pas.

Spallanzani, le plus grand peut-être des biologistes, a eu, comme nul autre, le génie de l'expérimentation et le sens profond des phénomènes de la nature.

L'illustre professeur de Pavie n'a traité qu'incidemment la question de l'action du chaud et du froid. Les travaux des chercheurs du XIXe siècle ont confirmé ce qu'il a découvert. Il avait connaissance de la population d'Infusoires et de Microbes qui se développent et pullulent dans les bouillons de culture obtenus par macérations de graines. Dans ses *Observations et expériences sur les Animalcules des infusions*, il montre que, en vase clos, « les animalcules du dernier ordre » sont tués, ainsi que leurs germes, par la chaleur de l'eau bouillante. Il indique, de la façon la plus claire, les procédés de stérilisation par la chaleur.

Naturaliste autant que physiologiste, il fit porter ses recherches sur les animaux les plus divers de la série zoologique. Il soumit à l'action de la chaleur des œufs de Vers à soie, de Papillons, de Grosses Mouches, ainsi que ces animaux eux-mêmes et leurs larves. « La chaleur indiquée par le 35° R. ôte la vie aux nymphes et vers de Cousins ; le 33° R. tue les Vers à queue de Souris et les Puces aquatiques. » La Salamandre aquatique et les Sangsues périssent à 35° R., les Anguillules du Vinaigre à 36°.

D'expériences sur les œufs de Grenouille il résulte :

1° que tous ceux qui ont été portés à 35° R. se développent par la suite ;

2° de ceux qui ont été portés à 40° R. un moindre nombre parvient à l'état adulte ;

3° enfin, il n'éclôt qu'un nombre extrêmement restreint de ceux qui ont subi 45° R.

Ces œufs ne sont restés que quelques instants aux températures indiquées. Spallanzani mentionne que « la chaleur du feu n'accélère ni ne retarde leur développement ».

Les Grenouilles issues de ces œufs périrent à 35° R.

Spallanzani s'est tout particulièrement intéressé aux « animaux que l'on peut tuer et ressusciter à son gré », c'est-à-dire aux *Rotifères*, aux *Tardigrades* et aux *Anguillules du blé niellé*, que l'on venait alors de découvrir.

Les Rotifères *desséchés* peuvent supporter 50° R. (62°5 centigrades) sans dommage. A 54° R. presque tous meurent. Si, au lieu de les chauffer à sec, on les chauffe dans du sable mouillé ils meurent à 44° R.

Enfin quand les animaux, au lieu d'être à l'état de vie latente, sont actifs, ils périssent à la température beaucoup plus basse de 35-36° R.

Des résultats analogues sont obtenus avec les *Tardigrades* et les *Anguillules du blé*.

La résistance de ces animaux au froid est bien plus étonnant encore. Spallanzani a soumis des Rotifères à — 19° R. Il les vit se ranimer ensuite quand il rétablit les conditions normales.

Spallanzani a également observé les variations qu'éprouvent les fonctions physiologiques, l'activité locomotrice et la sensibilité, entre autres, quand la température s'élève ou s'abaisse. L'abbé italien, s'est exprimé à ce propos comme Diderot l'aurait osé faire : « De tous les Animaux connus, les Reptiles et les Insectes sont ceux qui redoutent le plus le froid et qui recherchent le plus la chaleur. *On peut dire que la chaleur du Soleil est leur âme*. Lorsqu'ils y sont exposés, ils ont beaucoup de sensibilité et de mouvement, ils ont même d'autant plus de vivacité, d'agilité, d'audace, que l'ardeur de cet Astre est plus brûlante... Le froid produit un effet contraire sur les uns et les autres [1] ». L'hiver la plupart des animaux se cachent dans quelque retraite abritée et tombent en léthargie.

Plusieurs fois le grand biologiste insiste sur l'affaiblissement de la sensibilité et de l'activité motrice par le froid : « Le froid, si nuisible aux Insectes, rend stupides pendant l'Hiver ceux qu'il ne tue pas ; ils sont même tellement alors engourdis, qu'à la vue et au toucher, ils paraissent morts... ils

(1) *Observations et expériences sur les Animalcules*, p. 102, trad. Jean Sennebier.

n'ont aucun mouvement extérieur, aucun indice de sentiment, lorsqu'on les pince ou qu'on les pique ou qu'on les coupe en morceaux. C'est ce qu'on observe sur des centaines d'Insectes qu'on trouve par hasard, dans les jours les plus froids de l'Hiver, sous la Terre ou dans les fentes des Arbres et les crevasses des murs ». Cette inertie et cette insensibilité on la voit aussi chez les Muscardins, les Amphibiens...

Spallanzani chercha encore « ce qui arriverait en faisant passer les Rotifères du degré de chaleur qui les avait animés à divers degrés de froid toujours plus vifs. Il y en avait qui nageaient dans un cristal (verre) de montre, que je transportai un matin sur une fenêtre au Nord, où le thermomètre était à 2° R. au-dessous de zéro. J'observai ce qui leur arrivait : quand l'eau du cristal fut refroidie au point qu'on pouvait à peine la supporter avec la main, alors les Rotifères cessèrent leur tourbillon et tombèrent au fond. Ils rampèrent sur le sable, mais d'un pas toujours plus lent ; l'eau devint bientôt une gelée de glace. Alors les Rotifères se murent avec peine et ce mouvement reptile finit ».

Vers la même époque le capitaine Ross fit une observation intéressante qui mérite d'être rappelée : il plaça 30 Chenilles dans une boîte qu'il exposa quatre fois de suite *pendant une semaine* à une température de — 42° environ. A chaque exposition elles devinrent roides et furent gelées ; cependant, après la première exposition, toutes revinrent à la vie quand on les ramena dans une chambre chaude ; 23 survécurent à la seconde congélation, 11 résistèrent à la troisième épreuve, et deux purent être rappelées à la vie après la quatrième congélation.

Cette expérience est d'importance parce qu'elle implique déjà le rôle du facteur *temps* et met bien en évidence ce fait, qu'en biologie, un phénomène réitéré n'est pas toujours suivi des mêmes effets. Il y a, à chaque nouvelle épreuve, une sorte de dégradation de l'énergie dont dispose l'organisme. Spallanzani avait déjà vu que le nombre des résurrections que l'on pouvait faire subir aux Rotifères, aux Tardigrades, aux Anguillules n'était pas indéfini et ne dépassait jamais 17.

D'autres auteurs ont congelé des animaux et les ont vu

revenir à la vie : Joly a fait des expériences avec les Anodontes et les Paludines. Hunter a opéré avec des Crapauds.

En 1760, Tillet et Duhamel virent une femme entrer dans un four de boulanger et rester 12 minutes à la température de 132° sans en être fortement incommodée.

En 1774, Blagden, Banks, Solander firent une série d'expériences : un de ces savants put rester 7 minutes à 99°4 ; 15 minutes à des températures croissant progressivement de 48° à 54°.

Dobson vit un homme rester 10 minutes à 106°, et un autre 20 minutes à 98°8.

Ces expériences auraient dû appeler l'attention sur la nécessité de considérer, dans chaque expérience, la *durée* du séjour à chaque température, et l'impossibilité d'obtenir des résultats de quelque valeur en tenant compte de celle-ci seule. On savait, en effet, qu'un homme ou un animal ne peut vivre, de continuité, à une température notablement supérieure à celle de son corps.

Cependant cette notion n'arrive pas à se dégager nettement. Il faut d'ailleurs, pour assigner la température maxima à laquelle peut vivre un animal d'espèce déterminée, tenir compte de beaucoup d'éléments : 1° du temps d'exposition ; 2° de la température propre de l'animal ; 3° de sa taille, c'est-à-dire du rapport de sa masse à la surface de son corps ; 4° de la saison de l'année ; 5° de la nature des téguments et de leur enveloppe protectrice : poils, plumes, écailles ; 6° de la nature du milieu qui l'entoure : eau, air humide, air sec...

Pendant tout le cours du XIXe siècle de nombreuses expériences ont été faites pour fixer les limites thermiques de vie de divers animaux et sur la possibilité de les congeler. Beaucoup des résultats obtenus sont contradictoires. Un certain nombre de notions importantes se sont cependant peu à peu fait jour.

Voyons d'abord ce qui est relatif aux hautes températures.

JEAN MULLER discute la question du *sommeil estival*. Il l'attribue à l'influence déprimante de la chaleur sur le système nerveux. Il met en parallèle les effets du froid et du chaud.

Claude Bernard étudie l'influence des très hautes températures sur divers Mammifères. Il trouve que, mis dans une étuve *sèche*, des

Pigeons,	à la temp. de	90°	meurent en	6 min.
Cochons d'Inde .	.	100°		6 min.
Lapins.	.	120° à 60°		10 à 25 min.
Chiens.	.	100° à 80°		18 à 30 min.
D'autres lapins .	.	100°		en 9 min.
—	. . . .	58°	vivent après	9 min.

Claude Bernard tire de ses expériences les conclusions suivantes :

1° Classification des homéothermes précédents en série ordonnée suivant l'ordre croissant de leur résistance à la chaleur :

A) Oiseaux. B) Cochons d'Inde. C) Lapins. D) Chiens.

2° La mort survient avec une rapidité qui est en raison directe de l'élévation de la température.

3° Tous les animaux s'échauffent de 4 à 5 degrés. Ils atteignent là le point fixe de mort, quelle que soit la température à laquelle on les a soumis et la durée de la résistance.

4° Tous les animaux perdent en poids et cette perte semble en raison de la durée du séjour.

La chaleur *humide* enfin à une action beaucoup plus rapidement mortelle que la chaleur *sèche*.

En dehors des Homéothermes, Claude Bernard s'occupe aussi des « animaux à vie oscillante ». Il nomme ainsi « tous les êtres dont les manifestations vitales peuvent varier dans des limites étendues sous l'influence des conditions cosmiques ». Ce sont : les Invertébrés, les Vertébrés à sang froid, les Hibernants et les Plantes. Le froid diminue leur activité. La chaleur excessive produit aussi l'engourdissement. Les auteurs cependant continuent à fixer des températures mortelles. Les Vertébrés à sang froid, d'après Willam Edwards meurent très promptement quand on les plonge dans l'eau à 42°.

La Grenouille à 34°, tombe dans un état tétanique auquel succède bientôt la mort (Cl. Bernard).

MAUREL place la température mortelle entre 37° et 40°.

PAUL BERT indique que, si l'on prend un Poisson à 12° et qu'on le mette *brusquement* à 28°, il meurt en 2 minutes.

KÜHNE a vu les Amibes à 35° se contracter mais rester vivantes. A 40-45° elles ne reprennent plus vie quand on les refroidit. Il en conclut que l'un des albuminoïdes formant le tissu contractile se coagule à 40°.

D'après MAX SCHULTZE les cellules végétales meurent à 47°.

EHRENBERG a trouvé, dans les sources chaudes d'Ischia, des Oscillaires, des Infusoires ciliés, et des Rotifères qui vivent à 81-85°.

HOPPE-SEYLER, qui a voulu vérifier le fait, ne les trouve, il est vrai, que dans l'eau à 53°. Mais dans le Parc national américain du Yellowstone on a observé des faits qui confirment les données d'Ehrenberg.

E. DUCLAUX insiste sur la nécessité de fixer la *durée* d'action thermique dans les expériences. Il n'y a pas un point critique de température, dit-il, mais seulement une zone de températures critiques. Elles sont ou non mortelles suivant le temps pendant lequel l'être vivant y est soumis. Ce temps diminue rapidement à mesure que la température s'élève.

Les recherches de Christen sur les spores des bactéries du sol et du foin appuient ces considérations. Voici les températures et les durées de séjour correspondantes, nécessaires pour les tuer ; à :

100° . . .	plus de	16 heures
105-110°		2 à 4 heures
115°		30 à 60 minutes
125-130°.		5 minutes ou plus
135°		1 à 5 minutes
140°		1 minute.

J. LŒB pose les mêmes principes que Duclaux.

JULES LEFÈVRE dit qu' « il faut *non pas parler de températures strictement mortelles par elles-mêmes*, mais seulement de températures où la survie est plus ou moins durable ».

Athanasiu et Carvallo, dans l'exposé synthétique des rapports entre la vie et la chaleur écrit par eux dans le *Dictionnaire de Physiologie* de Ch. Richet, insistent sur la difficulté de fixer les limites de température compatible avec l'existence. On doit tenir compte, disent-ils, dans la détermination de ces limites, de deux facteurs d'importance considérable : 1° *la durée de l'action calorifique* et 2° *la brusquerie du changement*.

Paul Bert, déjà, en 1876, avait prouvé que, si au lieu de faire passer un Poisson brusquement de 12° à 28°, ce qui occasionnait rapidement sa mort, on élevait sa température de 2° par jour, à 28° l'animal n'était que plus vivace, et sa mort ne survenait qu'à 33°. Il est donc nécessaire, disait-il d'*observer des transitions* dans l'étude des phénomènes physiologiques.

Cette idée, en effet, de l'influence du *temps* dans les phénomènes biologiques, de la lenteur avec laquelle il faut réaliser les modifications, s'impose chaque jour à ceux qui étudient les animaux et les plantes. J. Lœb est souvent revenu sur ce point. Ceci m'engage à signaler quelques cas frappants d'*adaptation* progressive des animaux aux très hautes températures.

Le *Bacillus fluorescens putridus*, qui, à 35°, ne forment plus de pigment ni de triméthylamine, tout en continuant à vivre, forme de nouveau ces deux produits au bout de 18 jours de séjour à cette même température.

Davenport et Castle ont élevé deux lots de têtards de Grenouilles, l'un à 15° l'autre à 25°. Tandis que les animaux du premier lot tombent en état de rigidité thermique à 40°3, après 28 jours, ceux qui avaient été élevés à 25° ne tombaient plus en état de rigidité thermique qu'à 43°5. Leur résistance avait ainsi augmenté de 3°5. Remis ensuite pendant 17 jours dans un milieu à 15°, ils perdirent une partie de la résistance acquise. Celle-ci ne disparut pas tout entière cependant : la rigidité ne se produisit qu'à 41°6.

De récentes expériences de Von Transehe ont beaucoup étendu et précisé les connaissances que l'on avait acquises en Biologie sur les relations entre le temps et les températures mortelles, Von Transehe a employé des Daphnies (*Daphnia magna*) dans ses expériences. La zone des températures mor-

telles s'étend de 35° à 41°. La durée de vie diminue régulièrement à mesure que la température s'élève. L'auteur donne la courbe du phénomène. A 35°, le temps de survie est de 37 min. 8 ; à 39° de 8 minutes ; à 40°5 de 1 min. 7 et à 41° de 1 min. 1. On voit qu'entre 35° et 39° la chute de la courbe de survie est extrêmement brusque. Elle devient ensuite plus lente. L'ensemble de la courbe a ainsi la forme d'un S retourné. Von Transehe a montré aussi qu'il fallait faire entrer en ligne de compte le volume du liquide, le nombre d'animaux groupés ensemble, enfin leur état de nutrition. A température fixe, la durée de résistance : 1° augmente avec le volume du liquide ; 2° augmente aussi avec le nombre d'animaux (à 38° dans 200 cc. d'eau, 5 Daphnies résistent 13 minutes, 15 Daphnies, 18 minutes) ; 3° elle est moindre pour les animaux bien nourris que pour ceux qui sont en état d'inanition.

Les données sur les limites de résistance au froid sont très nombreuses. Elles ne sont pas toujours concordantes : il y a manque d'unité dans la conduite des expériences. On a observé des différences énormes, 50° et même 80°, entre la température du corps de certains Mammifères arctiques (Ours, Renards) et la température extérieure. Ils peuvent supporter ces conditions des mois entiers sans périr.

Les anciens naturalistes avaient déjà vu que les Hibernants tombent en léthargie. Il en est de même des Insectes, des Mollusques...

D'après Henri Milne-Edwards les Escargots ne meurent qu'à — 7° ou — 8°. Les Fourmis sont en léthargie à — 2°, — 3°, tandis que *Podura nivalis* court avec agilité sur la neige des montagnes pyrénéennes.

Duméril, a observé que des Grenouilles, portées à — 4° et — 12° et gelées dur, ont repris vie et activité quand on les eut ramenées avec précaution à des températures moyennes.

Pouchet, ainsi que Ch. Richet, ont réussi à congeler des Poissons dans des blocs de glace et à abaisser la température à — 15°. A la condition d'abaisser puis d'élever la température très lentement les animaux restent vivants, et on les voit nager à la fin de l'expérience.

Voici un tableau des froids supportés :

Animaux	Résistance	Mort définitive
Poissons	— 85°	— 20°
Grenouilles . . .	— 28	— 30
Serpents	— 25	— 35
Scolopendres . .	— 50	— 90
Escargots . . .	— 110	
Protozoaires. . .	— 200	

P. Regnard, en employant une solution de sulfate de magnésie à 2 0/0, a pu abaisser la température de l'eau jusqu'à — 3° et — 4° sans que celle-ci gèle. Des Carpes avaient été habituées à vivre dans cette solution magnésienne. A 0° les Poissons semblèrent s'endormir. A — 2° ils étaient totalement endormis mais non gelés. A — 3° les Carpes étaient en état de mort apparente, mais *souples*.

C'est Raoul Pictet qui a fait les expériences les plus étendues. Il a plongé un grand nombre d'animaux dans l'air froid et sec d'un puits frigorifique.

Voici les principaux résultats trouvés :

Mammifères supérieurs : Chien.

Introduit dans un puits frigorifique à — 92°.

Dès la première minute : augmentation de la rapidité respiratoire et de la fréquence des pouls (durée 12 à 13 minutes). Puis signes d'agitation. *Faim :* l'animal mange avidement.

Après 40 minutes : la température est encore constante à 37°. Les extrémités se refroidissent.

Après 1 h. 10. L'agitation disparaît. Respiration forte.

Après 1 h. 40 la température a baissé d'un demi-degré.

Tout à coup, la respiration se ralentit et la température baisse rapidement. Elle tombe à 22° et l'animal meurt rapidement (moins de 2 heures d'expérience).

La mort survient chez l'homéotherme quand il est tombé à 8° ou 10° au-dessous de sa température normale.

Poissons (Poissons rouges, Tanches...).

Les Poissons peuvent être complètement gelés et dégelés sans mourir. Il faut opérer lentement.

On congèle à — 8°, — 15°, après avoir laissé séjourner les animaux d'abord à 0°. « En brisant une partie de la glace et mettant à nu un de ces animaux, on constate qu'on peut le casser en petits morceaux comme s'il était lui-même fait de glace. » (R. Pictet). En laissant fondre très lentement, l'animal se met à nager.

L'*expérience ne réussit plus au-dessous de 20°.*

Batraciens : Grenouilles.

Supportent — 28 sans périr. A — 30°, — 35°, mort.

Serpents.

Supportent — 25°. A — 35° : mort.

INVERTÉBRÉS.

Scolopendres.

Supportent — 40° et même — 50°. A — 90° mort.

Escargots.

Résistent à — 110° et même — 120° pendant des semaines.

Les *œufs* de Grenouilles refroidis lentement (plusieurs heures) jusqu'à — 60 survivent. Refroidis brusquement ils meurent.

Les œufs de Fourmis, *en été,* sont très sensibles.

Infusoires et *Rotifères.*

Résistent à — 60° 24 heures. A — 80°, — 90°, presque tous sont morts après 24 heures.

Les *Bactéries, Spores, Graines, Diatomées,* résistent aux plus grands froids.

C'est également ce qu'a constaté de son côté M. PAUL BECQUEREL.

MACFADYEN tire la même conclusion de ses essais.

Les *Bactéries,* dit-il, sont indestructibles par le froid. Même exposées 10 heures à — 250°, elles ne périssent pas.

Il semble bien, d'après toutes ces expériences, qu'on puisse impunément congeler le corps des animaux à sang froid. Un certain nombre de savants s'inscrivent cependant en faux contre cette affirmation. Au dire de PREYER, les Grenouilles peuvent revivre tant que la température *intérieure* de leur corps n'est pas tombée à moins de — 2°5.

KÜHNE, pendant qu'il observait au microscope, a refroidi une

goutte d'eau contenant des Amibes. Quand la goutte liquide et les Amibes elles-mêmes gelaient, il était impossible de les ramener à la vie.

Kochs remarqua qu'il reste une couche d'eau très mince autour des Grenouilles et des Insectes prisonniers dans la glace. Si l'on fait geler dur le corps lui-même, jusque dans sa profondeur, les animaux sont tués.

Bachmetjew a découvert un fait important, s'il est confirmé. Dans le corps des Papillons qu'il soumettait à des froids intenses, il a constaté que les liquides organiques demeurent à l'état de surfusion. Si l'on refroidit assez pour qu'elle cesse, la mort survient toujours.

On se rappelle que dans les expériences de Pictet lui-même, on finissait toujours par trouver une température à laquelle les animaux succombaient. Il faut se rappeler aussi que les animaux étaient plongés dans l'*air sec*. La contradiction des résultats n'est pas foncière. Elle se dissipera sans doute si l'on tient compte des faits suivants :

1° Les animaux, même à sang froid, *dégagent une très petite quantité de chaleur*, et il *subsiste autour* de leur corps une mince couche d'eau non gelée, quand on a affaire à des êtres aquatiques.

2° Les liquides organiques, mélanges de solutions d'électrolytes et de colloïdes, ont un certain coefficient cryoscopique, et ne gèlent qu'à des températures inférieures à zéro degré.

3° Le refroidissement ne se propageant que très lentement dans le corps de l'animal, jusqu'aux cellules, et celles-ci, par leur existence même, subdivisant les liquides organiques en très petites masses, ces liquides demeurent en état de *surfusion* à des températures très inférieures à celle de la congélation.

Une observation de Spallanzani confirme cette conception (directement établie par Bachmetjew). Il avait soumis des œufs d'Insectes à un froid très vif. Les ayant écrasés avec l'ongle, il vit un liquide s'échapper de l'intérieur.

4° Pour les êtres terrestres, dans l'air, très mauvais conducteur de la chaleur, une très petite couche de gaz reste adhé-

rente à leur corps et les protège contre le froid. Aussi meurent-ils beaucoup plus tôt dans l'eau (Grenouilles).

5° On a vu que la notion de *temps* a une importance extrême. Presque tous les observateurs ont remarqué que les réussites dépendent :

A) de la lenteur du refroidissement (gel ?);

B) de la lenteur du réchauffement,

qui doivent être l'une et l'autre très grandes, et enfin :

C) du temps pendant lequel l'animal est resté à la température la plus basse. La résistance de l'animal va en diminuant à mesure que cette durée augmente.

Il faut tenir compte encore de la saison, de l'âge, du sexe, de l'état de santé, et du passé de l'animal.

Pourquoi la lenteur du refroidissement et du réchauffement est-elle nécessaire ? La lenteur du changement favorise-t-elle le maintien de l'état de surfusion des liquides organiques ? Agit-elle au contraire ici, comme dans les cas de décompression, en permettant la réalisation d'un état d'équilibre physique à chaque instant, par exemple en permettant au liquide aqueux intermicellaire, qui tend à s'en séparer par le refroidissement, de reconstituer le système en équilibre de la micelle complexe ? Enoncés de problèmes qu'auront à résoudre les expérimentateurs.

CHAPITRE II

Action de la chaleur et du froid sur les diverses fonctions organiques, en particulier sur celles du nerf et des centres nerveux.

1° Respiration

Spallanzani a montré que, durant l'hiver, ou sous l'influence du froid artificiel, les fonctions respiratoires de l'Escargot s'éteignent.

A 0°, il y a arrêt complet de la respiration. Enfermé dans un récipient plein d'air ils n'altèrent pas ce gaz. L'air enfermé sous l'opercule n'est pas vicié après 2 mois de clôture.

A mesure que l'on élève la température les mouvements du poumon deviennent plus rapides.

A 8°,5 R. la décomposition de l'air devient plus sensible. En quelques heures l'oxygène du tube qui les renferme disparaît complètement.

Selon H. Milne-Edwards, les animaux à sang chaud résistent mieux à l'asphyxie lorsqu'ils sont soumis au refroidissement que quand la température est normale.

Les Hibernants tombés en léthargie sous l'influence du froid ne respirent plus. Il en est de même des Invertébrés cachés dans la vase ou dans la terre durant la mauvaise saison.

L'excès de chaleur produit chez les Mammifères la « polypnée thermique » (Richet).

2° Circulation

La circulation est, elle aussi, suspendue par le froid chez l'Escargot (Spallanzani). Elle reprend et s'accélère quand la

température remonte. Les battements du cœur diminuent avec la température chez les Mammifères ; il s'accélèrent quand elle remonte (CL. BERNARD). Toutefois, l'excès de chaleur finit par arrêter le cœur : les animaux meurent avec convulsions. Leur circulation a cessé (Id.).

On verra au chapitre V les études quantitatives détaillées qui ont été faites sur les variations du rythme cardiaque en fonction de la température.

3° CONTRACTION MUSCULAIRE

CLAUDE BERNARD a prouvé que la chaleur est un excitant des muscles *de la vie organique*. Sur ces muscles, l'influence de la chaleur est *directe*. Elle est au contraire *indirecte* sur les muscles de la vie animale. Les muscles des membres n'entrent pas en contraction sous l'empire de la chaleur.

CALLIBURCÈS son élève a approfondi la question : il a divisé les muscles en deux classes : les muscles *thermosystaltiques* et les muscles *non thermosystaltiques*. Les premiers sont seuls mis directement en activité par influence thermique. Il a constaté des mouvements péristaltiques causés par action directe du froid sur l'intestin des homéothermes. Les hautes températures jouent aussi le rôle d'excitants. Les mêmes muscles peuvent d'ailleurs, au cours du développement embryologique appartenir à l'une des deux classes, et plus tard, appartenir à l'autre, après avoir atteint leur état fonctionnel définitif.

4° REPRODUCTION. GERMINATION. CROISSANCE.

On sait que le développement des œufs ou des graines est accéléré ou rendu possible par la chaleur.

Pour qu'une plante d'espèce donnée puisse achever son développement, il faut qu'elle reçoive une certaine quantité de chaleur. Il importe peu la façon dont elle reçoit cette quantité de chaleur : qu'elle soit soumise pendant un nombre restreint de jours à une température élevée, ou qu'elle demeure

pendant une période plus longue à des températures modérées (pourvu que les températures soient comprises entre le maximum et le minimum relatifs à la plante considérée). C'est ainsi qu'un même végétal peut se développer sous des latitudes différentes, dans des pays tempérés ou dans des régions septentrionales, où l'été est court et chaud. Dans ces pays, on voit la flore croître et s'épanouir avec une rapidité étonnante (Van Tieghem).

O. Hertwig a établi la relation qui existe entre la vitesse de segmentation des œufs de Grenouilles et la température. Une étude détaillée de ce travail très important d'Hertwig sera faite dans un des chapitres suivants.

Jacques Lœb a fait également des déterminations nombreuses du *coefficient de température* du développement des œufs d'Oursins (voir plus loin).

Le développement de l'œuf de Poule n'a lieu qu'entre 29° et 45° (Prévost et Dumas). Celui de *Rana fusca* peut se produire même à 0° (O. Hertwig et O. Schultz). La croissance du Maïs commence à 9° ; celle du Dattier à 15° seulement.

Les œufs d'Oiseaux refroidis à — 2° — 3° ne survivent plus (Pictet). Le développement de la plupart des plantes, la division des œufs d'Oursins, commencée, s'arrête à 2°-3°. L'agent thermique peut avoir une autre influence sur la génération : tant qu'il fait chaud les *Aphides* (Pucerons) se reproduisent par parthénogénèse et donnent naissance exclusivement à des femelles. Si la température s'abaisse, des individus des deux sexes apparaissent. Les femelles, fécondées par les mâles, donnent des œufs d'hiver. En outre, tant que la température est élevée et l'humidité suffisante, les *Aphidés* sont aptères. Quand la température est basse ils sont ailés.

Un Papillon des bois, *Vanessa prorosa-levana*, a deux formes : les pupes qui ont passé l'hiver donnent, en avril-mai, le papillon *levana*. Il est fauve, doré avec taches noires. Durant l'été, les œufs pondus par *V. levana* donnent des chenilles qui s'empupent et donnent, au mois d'août, un papillon d'aspect tout différent, à bandes blanches sur fond noir, que les entomologistes ont appelé *Vanessa prorosa*. Le déterminisme de ces

changements est bien la température : quand on maintient les chrysalides provenant de *prorosa* dans une atmosphère chaude, elles donnent encore des formes *prorosa* au lieu de *levana*. Au contraire, quand on maintient à basse température les pupes qui devraient donner des *prorosa*, on obtient des imago intermédiaires entre les deux formes.

Les Daphnies et certaines espèces de Rotifères montrent aussi un polymorphisme saisonnier.

Des expériences très démonstratives ont été faites, il y a quelques années, par Kammerer et par Tower. KAMMERER a pris deux espèces de Salamandres. L'une, *Salamandra atra*, petite et noire, vit habituellement sur les hautes montagnes des Alpes à climat froid. Elle donne deux petits seulement, qui naissent sans branchies, aptes à mener d'emblée la vie terrestre. L'autre espèce, *Salamandra maculosa*, assez grande, porte sur le corps de larges taches jaunes Elle vit dans le climat plus doux des plaines et donne un grand nombre de petits, une quinzaine au moins, parfois jusqu'à 72. Ceux-ci naissent pourvus de branchies plumeuses et mènent plusieurs mois la vie aquatique.

Kammerer intervertit les conditions. Il élève *S. atra* à température élevée, dans un lieu humide. La ponte est plus précoce ; les petits sont plus nombreux, ils naissent pourvus de branchies et mènent la vie aquatique en attendant que leur développement soit achevé. *S. maculosa*, élevée en un lieu froid et sec, ne donne que de sept à deux petits. Ils naissent sans branchies, à un stade plus avancé de développement.

Les expériences de Tower ont porté sur un Coléoptère : *Leptinotarsa decemlineata*. Il les soumet, au moment de la formation et de la maturation des produits sexuels, à une température élevée (35°), dans un milieu sec. Il élève les œufs obtenus, dans les conditions normales. Sur 98 individus arrivés à l'état adulte il trouve 84 mutations :

82 individus sont du type *pallida*, 2 du type *immaculothorax* et 14 seulement du type *decemlineata*.

Une autre fois, Tower trouva, dans les mêmes conditions, un *decemlineata* présentant une mutation d'un caractère interne

très curieuse : la propriété de donner 5 pontes successives dans l'année, au lieu de 2 ou 3.

Souvent, les différences de température amènent des variations dans la couleur pigmentaire. Standfuss et E. Fischer ont obtenu, en soumettant à la gelée des chrysalides de Papillons (*Vanessa urticæ* et *Arctia caja*), des formes mélaniques. Kammerer a obtenu des formes noires de *Lacerta muralis* en les chauffant.

5° Fonctions nerveuses.

L'action de la température sur les fonctions nerveuses a été l'objet d'un nombre immense de travaux. Pour traiter plus aisément le sujet, je le diviserai en deux parties principales : 1° action sur le nerf ; 2° action sur les centres nerveux (et par suite sur le réflexe).

1° *Action de la température sur le nerf.*

A) *Conductibilité nerveuse.*

Helmholtz a trouvé, dans ses expériences, que le froid diminue et que la chaleur augmente la vitesse de conduction dans le nerf. Les propriétés essentielles de celui-ci ne sont pas atteintes à 0° et il reprend ses fonctions avec leur taux normal quand on remonte la température.

Georges Weiss soutient, au contraire, que la vitesse de propagation dans le nerf (conductibilité) est indépendante de la température. Les expériences de Helmholtz, dit-il, sont viciées par le fait qu'il a refroidi le muscle en même temps que le nerf, ce qui accroît la période latente.

Von Miram, après avoir fixé à 46-47° C. chez la Grenouille la température à partir de laquelle les fonctions du nerf sont suspendues et, au bout d'un certain temps, détruites, a mesuré à diverses températures la vitesse de conduction du nerf.

Il donne les nombres suivants pour les *températures croissantes* :

15°	23 m. 0	par seconde	(moyenne)
30°	43 m. 6	—	—
34°-35°. . .	63 m. 8	—	—

37°-40°. . . 48 m. 0 par seconde (moyenne)
42°-44°. . . 38 m. 6 — —

« La vitesse de propagation, dit-il, croît avec l'élévation de température, atteint son point maximum à 35° environ, où elle éprouve d'importantes oscillations, et tombe ensuite, mais reste, jusqu'à l'extinction de l'excitabilité, au-dessus de sa valeur initiale ». Von Miram donne la courbe représentant les variations de la conductibilité pour des températures croissantes. Cette courbe présente un sommet pour 35°. Aux températures *décroissantes* il obtient une autre courbe non superposable à la première.

Howell a observé que la conductivité du nerf de la Grenouille varie beaucoup suivant les saisons :

Il a trouvé qu'en *Eté* elle est suspendue au-dessus de 44° C. et au-dessous de 0° C. ; en *Hiver* elle est suspendue au-dessus de 15° C. et au-dessous de 5° C.

La conductivité du nerf *moteur* du Chat diminue quand on le refroidit et disparaît vers 4° C. Celle des fibres inhibitrices cardiaques entre 15° et 20° déjà. Chez le Chien, les vaso-constricteurs du sciatique conduisent encore les excitations à 2°-3° (Excitations par des bobines d'induction).

Les conclusions tirées par E. Wollmann et L. Lecrenier de leur étude sur la *conductibilité* du nerf sciatique laissé *in situ* sont les suivantes :

1° un refroidissement allant jusqu'à 15° n'amène pas ou presque pas de diminution de la conductibilité ;

2° vers 10° la conductibilité du nerf, est diminuée de moitié environ ;

3° avant de perdre sa conductibilité, le nerf passe parfois par une phase d'excitation qui lui restitue une grande partie de son excitabilité initiale ;

4° la conductibilité est abolie temporairement pour des températures variant entre + 8° et + 5° C.

B) *Excitabilité du nerf.*

Les travaux fondamentaux sur les relations entre l'excitabilité du nerf et la température sont dus à : Gotsch et Macdonald, Waller, Keith Lucas et Mines, Lapicque. Avant eux,

Pickford et Rosenthal et Afanasieff, avaient formulé la règle que l'excitabilité croît avec en même temps que la température, jusqu'à 35° du moins, et diminue quand on refroidit le nerf. Mais ils n'avaient pas tenu compte de l'accroissement de la résistance, aux basses températures. En réalité, c'est l'inverse qui a lieu : l'excitabilité du nerf est augmentée par le froid, dans la plupart des cas.

Gotsch et Macdonald (1896) ont établi que l'effet de la température sur l'excitabilité n'est pas exprimable par une formule simple et uniforme. Il dépend : 1° de la nature et de la modalité de l'agent excitant employé ; 2° de sa durée ; 3° du tissu excitable considéré (nerf moteur, muscle volontaire, muscle cardiaque... etc.).

Dans le *nerf*, une élévation de température « produit un *accroissement* de susceptibilité pour une forme au moins de stimulus : les courants induits de rupture et de fermeture. Elle cause un abaissement de susceptibilité pour le courant galvanique au-dessus d'une durée de 0 sec. 005, pour les décharges de condenseurs, pour les courants lentement variables, et pour les stimuli mécaniques et chimiques (chocs, chlorure de sodium...) ». Il est donc impossible de donner une règle générale.

Voici un tableau qui résume les résultats des expériences de Gotsch et Macdonald.

Pour une diminution de température

Nature du stimulus	Excitation du nerf	Excitation du muscle	Excitation du muscle ventriculaire cardiaque
a) Courant galvanique et courant sinusoïdal de 0,005 sec. ou plus . .	augmente	augmente	augmente
b) Courant galvanique et sinusoïdal de 0,002 sec. à 0,005 sec. . . .	Résultats non définis	augmente	
Décharges de condenseurs	augmente	augmente	
Courants induits de rupture et de fermeture .	décroît	augmente	diminue
Stimuli mécaniques . .	augmente	incertain	
Stimuli chimiques. . .	augmente	incertain	

Waller en 1899 montra que c'est uniquement la durée des ondes, et non leur nature ou modalité, qui cause la différence observée. L'excitabilité augmente pour les ondes de longue durée quand la température s'abaisse ; elle diminue au contraire pour les ondes courtes, dans les mêmes conditions.

Keith Lucas et G. Mines, en 1907, ont fait une nouvelle série d'expériences sur le nerf et sur le muscle, à 12° et 19°5, en évaluant très exactement la durée des courants employés. Ils ont déterminé le seuil de l'intensité du courant capable de produire l'excitation pour des courants de diverses durées.

En portant les durées en abscisses et les intensités liminaires en ordonnées, ils ont tracé la courbe des variations de l'une des grandeurs en fonction de l'autre, aux deux températures : 12° et 19°5.

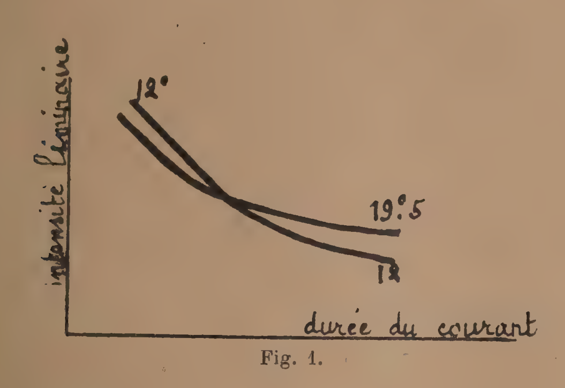


Fig. 1.

Voici le tableau d'une expérience :

Durée du courant en secondes	Seuil d'intensité du courant en microampères θ = 19°9 C.	θ = 12°	θ = 19°1	Moyenne à 19°,5
—	—	—	—	—
0,0052 . .	3,7	3,0	3,3	3,5
0,0035 . .	3,7	3,2	3,5	3,6
0,0017 . .	4,1	3,9	3,9	4,0
0,00044 . .	5,9	6,5	6,2	6,0
0,00017 .	11,4	12,4	12,2	11,7

La courbe des basses températures monte toujours plus vite que celles des hautes températures. Suivant leur écart initial les courbes se croisent ou non.

Le muscle se comporte exactement comme le nerf. Cependant les courbes ne se croisent pas en général dans les limites de l'expérience. Cela tient à ce que, vu l'accroissement considérable de l'excitabilité du muscle à basse température, le point de départ de la courbe de froid est situé très au-dessous du point correspondant de la courbe relative aux températures élevées.

Qu'il s'agisse du muscle ou du nerf, le phénomène est le même : « le tissu refroidi exige une moindre intensité de courant pour provoquer l'excitation, quand on fait usage de courants de longue durée. Quand on emploie des courants de courte durée l'effet [du froid] est masqué partiellement ou totalement par le plus grand accroissement d'intensité que le tissu exige pour une diminution donnée de la durée du courant ».

Keith Lucas et Mines, enfin, attribuent l'augmentation, par le froid, de l'excitabilité, uniquement à l'accroissement de la durée du courant, aux basses températures, et au *ralentissement* du processus impliqué dans l'excitation.

L. Lapicque, à la même époque (1907), utilisant les décharges de condenseurs, trouva des résultats absolument semblables. L'intensité pour atteindre le seuil est d'autant plus faible que la température est plus basse. Ceci est vrai tant pour le nerf que pour le muscle. Les courbes qu'il donne, en prenant pour abscisse la capacité — sensiblement proportionnelle à la durée de décharge — et pour ordonnées le voltage (ou quantité) se rapprochent aussi et se croisent. La courbe de 12°, d'abord en dessous pour les grandes capacités, traverse celle de 27° et passe au-dessus d'elle aux faibles capacités. Lapicque discute les résultats. Les paramètres de la formule de Weiss et Horweg, $Q = a + bt$, sont affectés tous les deux par la température, en sens inverse : quand la température s'élève, a diminue et b augmente.

C) *Excitation par les chocs thermiques.*

Selon Valentin, en trempant un nerf moteur de Grenouille dans l'eau à 38° C. on obtient une secousse.

Eckhard conclut de ses recherches que les secousses ont lieu seulement à 66°-68° C. et à — 4° à — 6° C. Ce ne sont que les températures mortelles ou nocives pour le muscle, dit-il, qui produisent une excitation.

Le nerf ne réagit pas aux oscillations thermiques comme il le fait aux oscillations électriques.

L'excitation du nerf, au dire de Pickford ne se produit que par des variations brusques de la température.

Seules les températures nocives produisent des excitations (Hartless).

Gützler distingue entre les nerfs *moteurs* et les nerfs *sensitifs*. Sur les premiers, aucune excitation par les températures supérieures à 40°, ni par le froid.

Portés sur les nerfs sensitifs, au contraire, les chocs thermiques déclenchent de vifs réflexes.

En congelant rapidement, par évaporation d'Ether, des nerfs de Lapin, Richardson a constaté une violente excitation suivie d'une perte de conduction.

L'étude la plus complète et la plus précise sur ce sujet a été faite par Waller en 1909. Les effets des chocs thermiques portés sur le nerf étaient jugés, soit par la contraction musculaire qu'ils provoquaient (ou qui faisait défaut), soit à l'aide de la déviation du galvanomètre relié au nerf. Les effets obtenus sont irréguliers : le muscle se contracte alors que le stimulus n'agit pas, ou bien il se contracte une fois ou deux, puis plus.

Ce sont là des effets de la dessiccation.

Les conclusions de Waller sont les suivantes :

1° La stimulation du nerf par les *chocs thermiques* n'est attestée par aucun effet régulier, soit dans le muscle, soit dans le galvanomètre.

2° Les applications brèves et localisées de l'agent thermique à un nerf produisent des effets irréguliers attribuables à la dessiccation.

3° L'application brève de la chaleur, ensuite, ou ne donne aucun effet ou donne un effet permanent final (contraction mus-

culaire ou variation négative). Après quoi, le nerf, détruit, est à jamais inexcitable.

4° Les stimuli thermiques ne peuvent donc servir comme moyens d'excitation.

2° *Centres nerveux ; réflexes*

Des observations très détaillées ont fait conclure à WUNDT que la chaleur accélère la dépense des centres nerveux et que le froid la ralentit.

C'est ce que BROWN-SEQUARD avait vu et énoncé dès 1851, sous une forme un peu différente : les appareils réflexes conservent plus longtemps leurs propriétés à basse température qu'à température élevée.

Quand on fait croître progressivement la température de centres nerveux faisant partie d'un arc réflexe, on voit les réflexes provoqués devenir plus énergiques et la contraction musculaire durer plus longtemps. A 29°-30° il peut même se produire un tétanos (CAYRADE).

TARCHANOW, en chauffant entre 27° et 70° C des segments de moelle, a pu constater une exaltation des réflexes provoqués par pincement. Mais le phénomène est d'autant plus précaire que la température est plus élevée.

Mais si l'on chauffe lentement et progressivement toute la moelle épinière, on ne perçoit pas d'accroissement, et l'on peut, sans qu'aucun réflexe se produise, amener l'animal (Grenouille) jusqu'à l'état de rigidité thermique (ARCHANGELSKY, ECKHARD).

Au sujet de l'influence du froid, ARCHANGELSKY, TARCHANOW, FRASENBERG, WUNDT, ont trouvé que le froid élevait, comme la chaleur, l'excitabilité réflexe des centres médullaires. Mais Wundt, qui a prolongé les expériences, ajoute ceci, confirmé par d'autres expérimentateurs : si on laisse l'action du froid continuer plus longtemps, les réflexes sont abolis, et cela, d'une façon si tenace que, même avec la strychnine, on ne peut plus les évoquer.

Enfin MITCHELL, RICHARDSON et plus tard WALTHER ont

refroidi les hémisphères cérébraux de certains animaux : ils les ont même congelés.

On y arrive aisément, chez les Oiseaux, dont l'enveloppe crânienne est très mince, en pulvérisant de l'éther. Les fonctions des centres sont alors temporairement supprimées et l'animal se comporte comme un individu décérébré.

Si on laisse la température du cerveau remonter très lentement, les animaux se rétablissent parfaitement. Si on réchauffe l'organe rapidement, ils meurent. L'animal périt aussi quand on laisse la congélation atteindre le bulbe.

H. Winterstein, soumettant une Grenouille entière à l'action de la chaleur, a vu que l'excitabilité réflexe est élevée quand la température intérieure de l'animal est, par exemple, de 25° C.

A 32° C. il y a d'abord forte élévation de l'excitabilité, puis agitation (sauts en tous sens). Des secousses cloniques, puis un véritable tétanos se produisent ensuite. Enfin il y a paralysie et mort.

Eve fixe les limites thermiques supérieure et inférieure du fonctionnement du ganglion cervical chez le Lapin et chez le Chat. La limite supérieure est de 50° environ. « Si cette température n'est pas dépassée ou trop longtemps appliquée, le ganglion se rétablit par refroidissement. Autrement, la paralysie est définitive. »

La limite inférieure est de 25° chez le lapin et de 10° à 18° chez le chat. « Si elle est dépassée, même d'un degré, il y a paralysie complète. Cette paralysie s'amende toujours rapidement si on réchauffe légèrement. »

Biedermann a montré (1900) que si l'on refroidit la moelle épinière de la *Grenouille* son *excitabilité* est très augmentée.

Fröhlich, il est vrai, prétend qu'il n'y a, dans cette action excitatrice du froid, qu'une apparence, et de l'avis de Verworn, cette action demeure jusqu'ici fort obscure et les cas où on l'observe sont rares.

CHAPITRE III

PREMIÈRES RECHERCHES SUR LA LOI D'ACTION DE LA CHALEUR SUR L'INTENSITÉ DES DIVERSES FONCTIONS PHYSIOLOGIQUES. OPTIMUM DE TEMPÉRATURE.

Il semble bien que les premières recherches vraiment précises sur la loi exprimant l'intensité des diverses fonctions physiologiques en fonction de la température, soient dues aux Botanistes. De bonne heure, frappés du rapport étroit entre la croissance ou la germination des plantes et la température, ils ont cherché à fixer, pour chaque espèce, la limite thermique minima et maxima, et entre ces deux limites, ils n'ont pas tardé à trouver une température produisant, soit une vitesse de croissance, soit un effet total, plus considérable que tout autre.

A. — Avant d'examiner en détail les travaux des Botanistes, j'indiquerai les aperçus partiels auxquels étaient parvenus divers Zoologistes ou Bactériologistes sur le sens de la variation.

A mesure que la température croît, jusqu'à 30° ou 35° du moins, la quantité d'acide carbonique dégagée par les cellules de Levure de Bière augmente. Les cellules animales et végétales fournissent de même de plus en plus de CO^2. Spallanzani avait montré, dans ses recherches sur la Respiration, que la consommation d'Oxygène, chez l'Escargot, grandit avec la température. Les phénomènes de développement se comportent de la même façon. Les expériences d'Oscar Hertwig sur les œufs de Grenouille et celles de Peter sur ceux d'Oursins, ont établi que la vitesse de segmentation de ces œufs s'accélère quand la température croît, jusqu'à une certaine limite. On reviendra plus loin sur ces expériences.

L'influence de températures croissantes, sur les mouvements

protoplasmiques ou ciliaires des cellules et des Protozoaires, est remarquable. Son étude a été faite par MAX SCHULTZE, NAEGELI, ENGELMANN, KÜHNE et d'autres.

A 45° des troubles et des altérations apparaissent, manifestes : KÜHNE a vu de violents mouvements de contraction de la substance plastique; bientôt elle se fragmente et se résoud en globules.

Le mouvement du protoplasma des *Amibes*, les battements des cils vibratiles des Infusoires surtout, deviennent de plus en plus vifs. A 35° ces Protozoaires tombent dans un état de contraction persistant, leurs cils s'arrêtent, recourbés, et leur corps prend un aspect globuleux (Engelmann).

Les Rhizopodes (*Actinospherium*, *Orbitolites*) offrent les mêmes phénomènes, ainsi que les leucocytes et les cellules vibratiles des épithéliums.

ENGELMANN détache une petite surface de 1 centimètre carré de la muqueuse pharyngienne d'une Grenouille et la tend au-dessus d'un trou pratiqué dans une plaque de liège. Quand on élève la température, la vitesse des mouvements et leur énergie augmentent. On peut observer le phénomène directement au microscope, ou indirectement, en déposant sur la membrane épithéliale quelques grains de poussière de charbon. On les voit se déplacer.

Chez des animaux d'un tout autre degré d'organisation, on retrouve les mêmes choses. Si l'on injecte dans les veines d'une Tortue, comme l'ont fait ATHANASIU et CARVALLO, une solution salée physiologique à la température de 50°, on voit le rythme des battements du cœur passer de 27 pulsations par minute à 120.

Inversement, BROCA et RICHET ont prouvé que, par le froid, la durée de l'acte réflexe va en augmentant progressivement, et finit par être plus que doublée. Voici les nombres donnés par eux :

Température :	29° C	30°	32°	34°	35°	36°	37°	39°	40°
Durée de l'acte reflexe (Inverse de la vitesse)	0 sec. 10	0,08	»	0,06	0,05	0,049	0,048	0,045	0,040

La durée de la période réfractaire éprouve une variation absolument parallèle.

B. — C'est le botaniste allemand Julius Sachs qui a le premier énoncé nettement la loi de l'*optimum* de température pour les diverses fonctions physiologiques de la plante : germination, croissance des divers organes, floraison, maturation du fruit, verdissement de la chlorophylle, sensibilité et mouvement des feuilles.

Plus tard, d'autres Botanistes ont étendu la même loi à d'autres fonctions, dérivées des premières, qui n'en sont en quelque sorte qu'un des aspects, le dégagement du gaz carbonique par exemple. Le mémoire de Sachs date de 1860. Jusqu'à lui, on admettait avec De Candolle que l'activité fonctionnelle est proportionnelle à la température.

Voici l'un des énoncés donnés par Sachs de la loi de l'Optimum thermique. C'est celui qu'il a adopté dans son *Lehrbuch der Botanik* :

« Les fonctions de la plante s'accélèrent et leur intensité s'accroît, à mesure que la température s'élève à partir de sa limite inférieure, jusqu'à une certaine température à laquelle la fonction présente un maximum d'activité ; elle se ralentit ensuite et son intensité décroît, à mesure que la température continue à s'élever, jusqu'à s'annuler enfin complètement à la limite supérieure. Il n'y a donc pas proportionnalité entre l'intensité de la fonction et l'élévation de la température ».

C'est à la suite de mesures précises de la vitesse de germination d'un certain nombre de graines, ou plus exactement d'accroissement de certaines de leurs parties, que J. Sachs a pu constater que « l'élévation de température ne produit une accélération de croissance que si elle ne dépasse pas un certain degré déterminé. Si on élève la température encore, chaque augmentation thermique produit une diminution de la vitesse d'accroissement.

Pour obtenir des résultats corrects et significatifs, il faut prendre certaines précautions et connaître bien la marche du phénomène de croissance du germe *à température constante*. L'étude de ce phénomène, révèle en effet que, à une même

température. l'augmentation de longueur de la racine n'a pas une vitesse uniforme. La racine ne s'allonge pas du même nombre de millimètres, en 24 heures par exemple. le 3e jour après le début de la germination, ou le 10e jour. L'allongement est plus considérable le 10e jour que le 3e. Il faut donc, pour isoler l'influence de la température, ne comparer ensemble que des plantules qui sont au même stade de germination et qu'on soumet à des conditions thermiques différentes; ne comparer entre eux les allongements de racines de plantes de même espèce qu'entre le début de la germination et le quatrième jour qui le suit, ou entre le 6e jour et le 8e jour.

Voici, réunis en tableaux, quelques-uns des résultats obtenus par Sachs dans ces conditions. Je transforme en degrés centigrades les températures données par Sachs en degrés Réaumur.

ZEA MAÏS

(Les températures sont des moyennes entre un minimum et un maximum qui ne diffèrent en général pas plus de 2° ou 3° C. l'un de l'autre. On peut donc considérer la température comme constante).

Temps	Tempér. en degrés Centigr.	Longueur qu'atteint la racine
—	—	—
48 heures	42°5 C	5 mm. 9
—	38°25	25 2
—	34°	55 0
—	33°25	39 0
—	26°25	24 5
2 × 48	17°12	2 5

Rem. 42°5 C. n'est pas encore une température nocive pour le Maïs.

PHASEOLUS MULTIFLORUS

Temps (au même stade de germination)	Tempér. en degrés centigr.	Longueur atteinte par la racine
—	—	—
48 heures	42°5	7 mm.
—	38°4	22
—	34°5	28
—	33°25	30
—	28°5	34
—	26°25	47
—	25°75	39

PISUM SATIVUM		BLÉ D'AUTOMNE		ORGE D'ÉTÉ	
En 48 heures (au même stade de germination) les racines ont atteint les longueurs suivantes :					
Tempér. C.	Longueur	Tempér. C.	Longueur	Tempér. C.	Longueur
—	—	—	—	—	—
38°25	12,2	38°25	22,0	38°25	12,2
33°25	17,0	33°25	50,0	33°25	17,0
28°50	41,0	28°5	88,3	28°5	41,0
17°62	4,0	17°62	3,5	17°62	4,0

II. Organes qui croissent vers le haut.

Ce sont les mêmes plantes que celles qui ont servi aux mesures précédentes. Les mesures se rapportent au même stade de germination.

		Longueur des plumules en millimètres		
Temps	Tempér. en degrés C.	Maïs	Phaseolus mult.	Pois
—	—	—	—	—
48 h.	42°5	4,6	7,5	»
—	38°25	9,1	10,2	5,5
—	34°0	13,0	15,0	5,0
—	33°25	11,0	10,5	5,7
—	26°25	5,6	11,0	10,0
2 × 48	17°12	4,6	7,4	3,0

Sachs a également déterminé, pour un certain nombre de fonctions physiologiques de la plante : germination, verdissement de la chlorophylle, sensibilité et mouvement de certaines parties, les trois températures *critiques* qui y sont afférentes : le minimum, l'optimum et le maximum thermiques.

1° *Vie*

Il fixe à quelques degrés au-dessous de zéro la limite inférieure de vie de la plupart des plantes. La limite supérieure est en général de 40° dans l'eau et 48° à 49° dans l'air.

2° *Germination*

	Minimum	Optimum	Maximum
	—	—	—
Zea Maïs	9°4 C.	33°7	46°2
Phaseolus multiflorus. .	9°4	33°7	46°2

	Minimum	Optimum	Maximum
	—	—	—
Cucurbita pepo.	13°7	33°7	46°2
Blé	au-dessous de 5°	28°7	42°5
Orge	au-dessous de 5°	28°7	37°5

Plus tard, Sachs a fixé un peu plus bas la limite supérieure de germination ; il a indiqué pour le Haricot, le Maïs, la Courge : 42° : pour le Blé, l'Orge, les Pois : 38°. Il a diminué aussi la valeur de la température optima : 22°8 pour le Blé et l'Orge ; 27°2 pour le Maïs. A mesure que l'on s'éloigne de cette valeur optima, la vitesse d'accroissement des racines se ralentit. Aux alentours des températures limites, minima et maxima, les germes périssent en grand nombre, tandis qu'ils se développent tous aux températures avoisinant l'optimum.

3° *Verdissement de la chlorophylle*

Minimum : Haricot, Maïs : plus de 6° et moins de 15°.
Brassica napus : plus de 6°.
Pinus pinea : compris entre 7° et 11°.
Maximum : Haricot, Maïs : plus de 33°.
Allium cepa : plus de 36°.

4° *Sensibilité et mouvements.*

Sensibilité et mouvements périodiques des feuilles de la sensitive. Minimum : 15°. Optimum : 30°. La limite supérieure dépend de la durée d'échauffement : dans l'air, à 40° elles deviennent rigides en une heure ; à 45° en une demi-heure ; à 48°-50° en quelques minutes. A 52° : immobilité permanente et mort définitive.

Mouvements du protoplasma dans *Nitella syncarpa* : les courants protoplasmiques sont arrêtés au-dessous de 0° ; leur vitesse croît jusqu'à 37° ; il y a arrêt brusque au-dessus de ce point. Dans les poils de *Cucurbita*, *Lycopersicum*, *Tradescantia* le mouvement protoplasmique est lent à 12°, très vif de 30° à 40° ; il se ralentit de nouveau progressivement entre 40° et 50°.

Depuis Sachs, d'autres botanistes ont pris, sur d'autres plantes, de nouvelles mesures.

Voici par exemple un tableau des vitesses des courants protoplasmiques dans les cellules de *Nitella syncarpa*, en fonction de la température, d'après Naegeli.

Température (C) :	1° C	5°	10°	15°	20°	26°	31°	37°
Temps (en secondes) pour parcourir 0 mm. 1 :	60 sec.	24	8	5	3,6	2,4	1,5	0,65
Vitesse en $\frac{\frac{1}{10}\text{ mm.}}{\text{seconde}}$:	0,016	0,041	0,125	0,200	0,277	0,416	0,666	0,538

La vitesse s'accélère à mesure qu'augmente le degré de chaleur jusqu'à 31°.

W. Velten a mesuré avec une grande précision la vitesse des mouvements protoplasmiques dans les cellules de trois plantes : *Elodea canadensis*, *Vallisneria spiralis* et *Chara fœtida*. Il a observé que la vitesse va en croissant à mesure que la température s'élève, jusqu'à un certain maximum. Pour les températures plus élevées on observe une rapide décroissance de la vitesse. J'ai construit et figuré aux pages 66 et 67 les courbes de variation de la vitesse de ces mouvements protoplasmiques en fonction de la température, d'après les données de Velten, pour *Vallisneria spiralis* et *Chara fœtida*.

Les trois tableaux suivants contiennent les résultats des mesures de W. Velten. Velten lui-même n'avait mesuré que les *temps* employés pour parcourir 1/10 de millimètre (secondes colonnes). Les *vitesses*, indiquées dans les troisièmes colonnes, ont été calculées par Karl L. Schaefer d'après les nombres de Velten.

Tableau des expériences de Velten sur Elodea canadensis

Tempér. Réaumur	Temps employé par les courants protoplasmiques pour parcourir 0 mm. 1	Vitesse en dixièmes de millimètres par seconde
—	—	—
	sec.	
1	50,0	0,020
2	29,0	0,034

	Temps employé par les courants protoplasmiques pour parcourir 0 mm. 1	Vitesse en dixièmes de millimètres par seconde
	—	—
3	25,0	0,040
4	21,7	0,046
5	15,7	0,063
6	15,4	0,069
7	13,6	0,073
8	13,1	0,076
9	12,9	0,077
10	11,9	0,084
11	11,4	0,088
12	11,2	0,089
14	10,1	0,099
16	9.3	0,107
18	8,9	0,112
20	8,7	0,115
22	8,0	0,125
24	7,4	0,135
25	6,6	0,151
26	6,3	0,159
27	6,2	0,161
28	6,0	0,166
29	5,3	0,188
30	5,5	0,182
31	9,0	0,111
32	Rigidité thermique	»

Tableau des expériences de Velten sur Vallisneria spiralis

Tempér. Réaumur	Temps employé par les courants protoplasmiques pour parcourir 0 mm. 1	Vitesse en dixièmes de millimètres par seconde
—	—	—
	sec.	
1	45,0	0,022
2	27,0	0,037
3	23,0	0,043
4	21,2	0,047
5	16,0	0,062
6	14,2	0,070
7	12,4	0,080
8	11,5	0,087
9	10,4	0,096
10	8,1	0,123
12	6,6	0,151
14	6,0	0,166
16	5,0	0,200

Tempér. Réaumur	Temps employé par les courants protoplasmiques pour parcourir 0 mm. 1	Vitesse en dixièmes de millimètres par seconde
—	—	—
	sec.	
18	4,1	0,244
20	3,8	0,263
21	3,5	0,286
22	3,4	0,294
23	3,3	0,303
24	3,2	0,312
26	3,0	0,333
27	2,7	0,370
29	2,5	0,400
31	2,3	0,435
32	2,5	0,400
33	3,3	0,303
34	5,8	0,172
35	9,0	0,111
36	Rigidité thermique	»

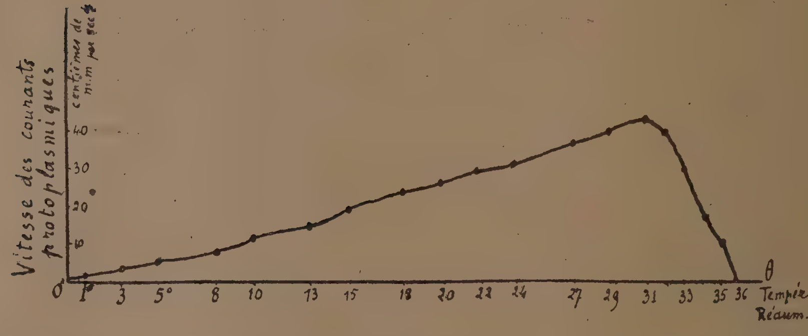


Fig. 2. — Vallisneria spiralis. Courbe des vitesses des courants protoplasmiques e fonction de la température (Les nombres portés pour valeurs des vitesses sur l'ax des ordonnées représentent des millièmes de mm. par seconde et non des centiè mes de mm. comme il est indiqué par erreur sur la fig.).

Expériences de Velten sur Chara fœtida

Tempér. Réaumur	Temps employé par les courants protoplasmiques pour parcourir 0 mm. 1	Vitesse en dixièmes de millimètres par seconde
—	—	—
	sec.	
1	20,00	0,050
2	7,08	0,141
3	5,31	0,188
4	4,90	0,204
6	4,30	0,232

Tempér. Réaumur	Temps employé par les courants protoplasmiques pour parcourir 0 mm. 1	Vitesse en dixièmes de millimètres par seconde
—	—	—
	sec	
8	3,90	0,256
10	3,40	0,294
11	2,90	0,345
12	2,66	0,376
13	2,59	0,386
14	2,53	0,395
15	2,41	0,415
16	2,39	0,418
17	2,30	0,435
18	2,18	0,459
19	2,00	0,500
20	1,94	0,515
21	1,65	0,606
23	1,33	0,752
25	1,29	0,775
27	1,23	0,813
27,5	1,06	0,943
30	1,18	0,847
31	1,23	0,813
33	1,71	0,585
34,25	Rigidité thermique	»

Fig. 3. — Chara fœtida. Courbe des vitesses des courants protoplasmiques en fonction de la température (Les nombres portés pour valeurs des vitesses sur l'axe des ordonnées représentent des millièmes de mm. par seconde, et non des centièmes de mm. comme il est indiqué par erreur sur la fig.).

Clausen a mesuré la quantité d'acide carbonique dégagé en une heure, à diverses températures, par 100 grammes de graines de Lupin. Le tableau suivant contient les nombres obtenus par ces mesures. Il y a un maximum d'activité physiologique à 40°.

Températures	CO^2 en milligrammes
0°	7,27
5°	13,86
10°	18,11
15°	34,37
20°	43,55
25°	58,76
30°	85,00
35°	100,00
40°	115,90
45°	104,45
50°	46,20
55°	17,70

J'ai tracé, dans une autre partie de cet ouvrage, la courbe qui figure géométriquement la relation entre la température et le CO^2 dégagé, d'après les données de Clausen. On verra que cette courbe correspond à celle que l'on déduit des considérations théoriques développées plus loin.

Je donne d'après Pfeffer (*Physiologie végétale*, trad. française, par Friedel, tome II, p. 92) un tableau de la croissance de cinq plantes en fonction de la température.

Température en degrés C.	Lupinus albus	Pisum sativum	Vicia faba	Zea maïs	Triticum vulgare
	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.
10,4	»	5,5	»	»	4,6
14,4	9,1	5,0	»	»	4,5
17,0	11,0	5,3	»	»	6,9
21,4	25,0	25,5	9,3	3,0	41,8
24,5	31,0	30,0	10,1	10,8	59,1
25,1	40,0	27,8	11,2	18,5	29,2
26,6	**54,1**	**53,9**	**21,5**	29,6	86,0
28,5	50,1	40,4	15,3	26,5	73,4
30,2	43,8	38,5	5,6	**64,6**	**104,9**
31,1	43,3	38,9	8,0	49,4	91,4
33,6	12,9	8,0	»	50,2	40,3
36,5	12,6	8,7	»	20,7	5,4
39,6	6,1	»	»	11,2	»

Van Tieghem (Botanique) donne encore les courbes de croissance de la racine du Lin, de la Moutarde, et du Passe-

rage suivant la température. Les températures critiques d'une trentaine de végétaux supérieurs ou monocellulaires sont consignées dans le *Traité de Physiologie végétale* de Pfeffer. Il est intéressant de relever celles qui sont relatives aux Bactéries thermophiles, à cause de leur niveau élevé : Minimum (suivant les espèces et variétés) : 33° à 50° ; optimum (60 à 70°) Maximum 75°.

Les Zoologistes qui s'intéressèrent au problème et cherchèrent à le résoudre quantitativement furent rares. De grands courants emportaient la plupart d'entre eux vers d'autres régions : les recherches et théories sur le transformisme, l'hérédité, le développement embryologique, la phylogénie, sans parler de la zoologie descriptive et taxinomique. Les Physiologistes, toujours trop préoccupés des animaux supérieurs, bornaient en général leurs recherches sur la chaleur, dans ses rapports avec la vie, à l'étude de la thermogénèse, et de l'énergétique musculaire des homéothermes. Les tentatives des isolés n'en sont que plus dignes d'intérêt.

En 1874, Rossbach, qui travaillait à Würzburg, publia un mémoire important sur les mouvements rythmiques des êtres vivants les plus simples et leur modification par divers agents physiques et chimiques. Ce mémoire, assez long, (il a 70 pages), mérite une analyse sommaire.

Rossbach a choisi trois Infusoires : *Euplotes charon*, *Stylonychia pustulata* et *Chilodon cucullus* (Stein). Il a observé au microscope, tandis qu'il chauffait ou refroidissait la goutte liquide qui contenait un ou plusieurs individus, les variations de vitesse de leurs mouvements ciliaires, et a mesuré surtout les intervalles de temps qui séparaient deux battements consécutifs de leurs vésicules contractiles. Tandis qu'un métronome battait la seconde à côté de lui, il suivait de l'œil, au microscope, l'animal et pouvait ainsi compter le nombre de secondes qui s'écoulaient entre deux contractions de la vésicule.

Voici d'abord, au point de vue qualitatif, la description du comportement des 3 Protozoaires. Il s'agit ici des mouvements d'ensemble de déplacement, dus à l'activité rythmique ciliaire.

J'ai trouvé, chez des animaux beaucoup plus élevés en orga-

nisation, des Vers et des Mollusques, aux très hautes températures, des mouvements désordonnés et une perte d'orientation de la marche, qui rappellent les phénomènes décrits par Rossbach.

Rossbach, malheureusement, opérant par un été très chaud, n'a pu abaisser la température au-dessous de 4°.

1° Au-dessous de 15°, dit-il, plus on abaisse la température et plus les mouvements « volontaires » (*sic*) sont lents et paresseux. A 4°, les animaux demeurent la plupart du temps tranquilles, à la même place. Lenteur des cils vibratils.

2° Entre 15° et 25°, l'accroissement de la vitesse des mouvements n'a pas lieu encore, même ici, d'une façon frappante. A 25°, brusquement, comme à un commandement, Euplotes comme Stylonychia et Chilodon partent de côté et d'autre comme des flèches. Mais les mouvements conservent toujours leur caractère normal.

3° Entre 30° et 35° les mouvements, déjà rapides, atteignent une vitesse de plus en plus grande. En même temps, ces mouvements perdent complètement leurs caractères antérieurs et éprouvent une perturbation singulière bien remarquable : ils perdent la propriété d'être réglés. Les animaux, entraînés dans une rotation rapide et incessante autour de leur axe longitudinal, s'élancent suivant de grandes lignes courbes ; ils ne sont détournés de leur direction que par les obstacles qui se trouvent sur leur chemin. Cils, pointes, piquants, exécutent des mouvements rythmiques semblables et également rapides. Le mouvement général du corps ne résulte plus de cils, les uns maintenus immobiles, les autres mis en activité : tous les organes vibratiles ont le même mouvement, affecté seulement par leur caractère anatomique et leur position sur le corps. L'animal vole comme une flèche qui tournerait autour de son axe, toujours dans la direction de cet axe longitudinal.

Ces mouvements rotatoires de progression, sont si rapides, que l'on ne voit plus le corps en plan mais sous un aspect stéréoscopique (accroissement de la résistance avec la vitesse : perte de la stabilité). Si la température monte encore et s'approche de 40°, le mouvement de progression commence enfin

à se ralentir de plus en plus, puis cesse tout à fait, tandis que la rotation persiste avec une vitesse à peine amoindrie.

Mais cette rotation se produit alors d'ordinaire autour d'un autre axe qu'avant, alors que le mouvement de translation était encore lié à celui de rotation. Le Stylonychia semble, à présent, culbuter obliquement par-dessus sa « tête » (partie antérieure). Mais souvent l'animal ne tourne ni autour de son axe longitudinal ni autour d'un axe oblique, mais autour du point d'intersection de ces deux axes. Il tourne dans un plan horizontal, autour de ce point fixe comme une roue qui oscille rapidement. Les rotations, d'abord rapides au début, deviennent de plus en plus lentes à mesure que s'élève la température. Elles ne cessent qu'à la mort.

4°). A 38° et 42° les animaux meurent et la rotation cesse en même temps. Chez Stylonychia et Euplotes, on observe même souvent que le corps, pour une de ses moitiés, est déjà mort et détruit, tandis que l'autre moitié, la partie antérieure, continue encore à tourner quelques secondes jusqu'à ce qu'enfin il meure à son tour.

Rossbach passe ensuite aux mouvements rythmiques de la vésicule contractile, et à la vitesse de leurs battements suivant la température. Il attire l'attention tout d'abord sur l'étonnante régularité de leur rythme de contraction, et sur leur extraordinaire sensibilité vis-à-vis des changements de température. Il s'agit, en effet, dans les tableaux numériques suivants, de *secondes*, comprises entre deux battements consécutifs, et non de vitesse par minute. Les inégalités que l'on constate encore sont dues : 1° à ce que les battements du métronome n'étant pas synchrone avec les pulsations des vésicules, une en plus de celles-ci, quand leur nombre contient une fraction, vient s'ajouter dans certains intervalles d'une seconde ; 2° la température, que l'on élève progressivement, ne demeure jamais absolument fixe.

Les mesures, malheureusement, n'ont pas pu être poussées au delà de 30° environ, point optimum de la vitesse, parce qu'au delà de cette température, l'agitation des animaux et la rapidité de leur course rendait toute numération impossible.

Il est certain qu'au delà de 30° environ la courbe des *vitesses* redescend. C'est ce qu'on aperçoit déjà avec la Vorticelle (2e préparation).

Euplotes charon.		
Température	Durée (en secondes) de l'intervalle entre 2 contractions	Moyenne
5° C.	61 ; 63 ; 60	61 1/3
10°	48 ; 48 ; 48	48
11°	44 ; 46 ; 45 ; 44 ; 44 .	44 3/5
12°	43 ; 43 ; 43	43
13°	40 ; 39 ; 37 ; 40 ; 39 ; 37.	38 1/4
15°	33 ; 32 ; 32 ; 33 ; 31 ; 32.	31 8/9
16°	31 ; 32 ; 33 ; 31 ; 32. .	31 6/9
17°	31 ; 31	31
18°	30	30
20°	28 ; 28	28
21°	27	27
22°	26 ; 26	26
23°	25 ; 25 ; 25	25
24°	24 ; 23 ; 23 ; 24 ; 23 .	23 3/9
27°	22	22
28°	23 (1)	23
30°	21 ; 23 ; 24 ; 24 ; 23 .	23

(1) A 28° l'animal passe avec une rapidité telle, dans le liquide, que la numération certaine est impossible.

Chilodon cucullus.	
Température	Nombre de secondes entre 2 contractions
5°	9 ; 9 ; 9 ; 9.
8°	8 ; 8 ; 8.
9°	7.
15°	5 ; 5.
18°	5 ; 5 ; 5 ; 5 ; 5.
20°	4 ; 4 ; 4 ; 4 ; 4 ; 4.
25°	4 ; 4 ; 4 ; 4.

Au-dessus de 25° aucune numération n'est plus possible, à cause de la grande agitation des animaux.

Stylonichia pustulata	
Température	Temps (en sec.) entre 2 contractions
4° C	19 ; 19 ; 17.
5°	18 ; 18.
6°	16 ; 16 ; 16.
7°	15 ; 15 ; 15 ; 15.
10°	14 ; 14 ; 14.
15°	11 ; 10 ; 11 ; 10 ; 9 ; 10 ; 10 ; 9 ; 9.
16°	10 ; 9 ; 9 ; 10 ; 9.
17°	
18°	9 ; 8 ; 8.
19°	
20°	8.
21°	
23°	7 ; 7 ; 7 ; 7 ; 7 ; 7.
24°	6 ; 6 ; 6.
25°	6 ; 5 ; 6 ; 6 ; 5 ; 6 ; 6 ; 5 ; 5.
26°	5 ; 5 ; 5 ; 5 ; 5.
27°	5 ; 5 ; 5 ; 5 ; 5 ; 5 ; 5.
28°	5 ; 6 ; 6 ; 5 ; 5 ; 5.
29°	5 ; 4 ; 4 ; 4 ; 5 ; 4.
31°	4 ; 4 ; 4 ; 4

Aux températures supérieures, à cause de la trop grande vitesse, on ne peut plus compter les contractions.

Vorticelle		
Température	Temps (en secondes) entre 2 contractions	
	1re préparation	2e préparation
17°	9 ; 9 ... 9 ; 9.	7 ; ..... 7.
18°	8 ; 8 ... 8.	
20°	7 ; 7 ... 7.	
23°	6 ; ..... 6.	
25°	5 ; ..... 5.	
26°		6.
27°		5.
29°		4.
30°		3 ; ..... 3.
33°		3 ; ..... 3.
35°	4 ; ..... 4.	
38°		4 ; 4 ; 4.

A 40°, les intervalles entre 2 contractions deviennent irréguliers : 6 ; 8 ; 10 ; 4. A 42°, les pulsations cessent et les mouvements ciliaires aussi.

Les courbes qui traduisent les données numériques des tableaux précédents ont été données par Rossbach. Ces courbes expriment, non pas la vitesse du rythme de contraction, mais la durée des intervalles de temps compris entre deux battements consécutifs. La vitesse du rythme est inversement proportionnelle aux nombres inscrits dans les tableaux. Ce sont les courbes de ces vitesses que j'ai données de préférence aux courbes de Rossbach (page 74).

Voici enfin les lois que Rossbach tire de ses expériences :

1° La rapidité des mouvements rythmiques des *vésicules contractiles* est liée étroitement à la température du corps : une

seule et même espèce animale, dans les conditions normales, a toujours le même nombre de contractions, à la même température. Du nombre de contractions, on peut, par réciprocité, déduire avec certitude le degré thermique.

2° De 4° jusqu'à 30°, la vitesse du mouvement rythmique va toujours en croissant.

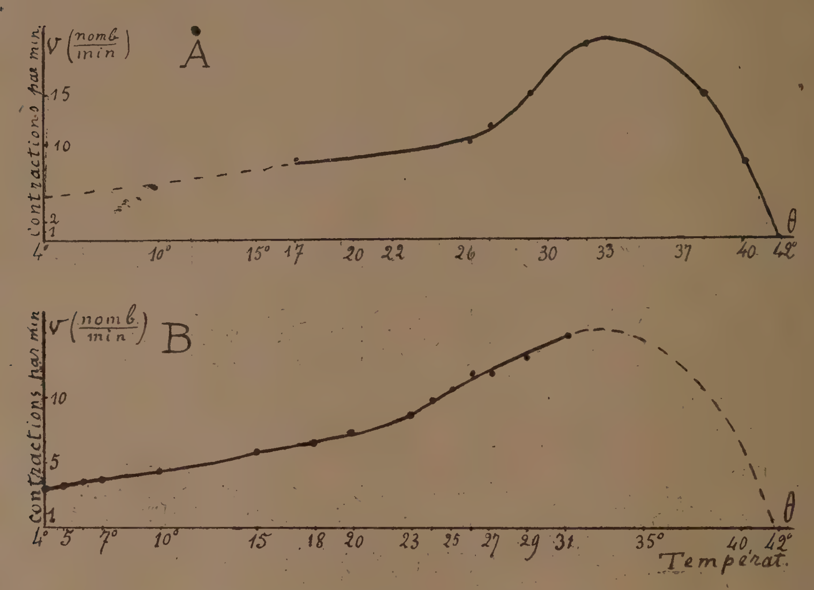


Fig. 4.
Vitesse du rythme de contractions de la vésicule pulsatile (nomb. par min.)
A : *Vorticelle* (2e préparation) B : *Stylonichia pustulata.*

3° L'accélération est plus forte pour les températures qui montent de 4° à 5° que pour celles comprises entre 15° et 30°. Ainsi, une température qui s'abaisse au-dessous de 15° diminue le nombre des contractions rythmiques dans une bien plus grande mesure que ne l'élève une variation de température au-dessus de 15°.

4° A partir d'un certain niveau de température (30 à 35°), aucune accélération de l'activité rythmique n'a plus lieu. Ce degré thermique se trouve d'autant plus bas que la rapidité du rythme était déjà plus grande aux températures inférieures.

5° La vitesse d'un mouvement rythmique rapide est beaucoup moins altérée par une différence de température que

celle d'un mouvement lentement rythmique. Chez aucun Infusoire on ne peut provoquer, par élévation de température, plus de 20 contractions par minute (Vorticelles).

6° A une température au-dessous de 0°, et au-dessus de 42° l'activité rythmique cesse, en même temps que la vie.

D'autres zoologistes : Yung, O. Hertwig, Peter, Snyder, Przibram, Szymanski, ont également cherché, plus tard, à l'aide de mesures expérimentales précises, à déterminer la loi qui lie l'intensité ou la rapidité de diverses activités fonctionnelles à la température. Les données numériques recueillies par eux, qui trouveraient leur place ici, sont consignées dans les chapitres suivants (chap. IV, V, et VI), dans lesquels sont en même temps présentées leur interprétation chimico-physique et l'étroite dépendance de la loi qui exprime ces données avec celle de Van' t Hoff et Arrhénius.

Max Verworn et J. Lefèvre ont tracé la figure, dans son aspect général, de la courbe de l'activité *vitale* de l'organisme en fonction de la température. Les deux courbes sont tout à fait semblables. Je reproduis ci-joint celle de Lefèvre.

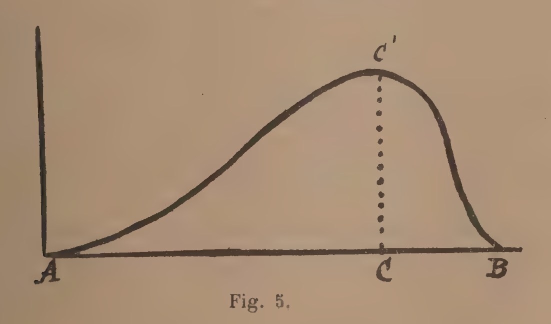


Fig. 5.

Verworn ajoute les remarques suivantes : Les manifestations vitales se produisent donc entre les points thermiques extrêmes de froid et de chaud. Elles ont leur intensité maximum à une température dite *optima*. A la température optima, l'intensité des divers phénomènes partiels des échanges physiologiques est précisément telle, que tous ces phénomènes partiels jouent ensemble d'une façon harmonique. Ainsi est

portée au plus haut degré possible, et d'une façon durable, l'intensité d'ensemble des phénomènes physiologiques partiels. Au delà de l'optimum, l'intensité de certains phénomènes partiels s'accroît encore avec la température, mais d'autres fonctions physiologiques ne subissent pas la même exaltation. Des discordances naissent ainsi très vite entre les différents appareils du fonctionnement vital. A mesure que la température s'élève, ou que la durée d'exposition aux conditions défectueuses s'accroît, la mort arrive plus vite. Si l'on pouvait mesurer l'intensité des phénomènes vitaux pris dans leur ensemble, on trouverait une courbe semblable à celle qui est tracée ci-dessus. Mais on ne peut pas, dit Verworn, effectuer cette mesure et construire cette courbe, en réalité. Elle n'est donc valable que pour un phénomène partiel. C'est en effet pour un phénomène partiel, la locomotion, qu'ont été établies, par des mesures expérimentales, les courbes thermiques, semblables à la précédente qu'on trouvera dans la suite de ce travail. Toutefois, comme l'animal était laissé intact, cette activité particulière était liée étroitement à celle de l'organisme tout entier, à sa vie globale.

J. Lefèvre évalue le degré de l'activité vitale générale d'un être vivant par la quantité de CO^2 qu'il dégage dans un temps donné. Il trouve comme résultat la courbe ci-dessus figurée. Elle s'élève en pente douce d'abord, atteint son point culminant, puis redescend en chute rapide. Dans la zone des températures efficaces, la position du point C varie avec les protoplasmes étudiés. Ordinairement A = 0° ; C = 35°-37° ; B = 45°.

Les Biologistes ont rencontré beaucoup de phénomènes qui doivent être envisagés comme des conséquences de la loi de l'optimum de température.

Semper a étudié, autrefois, la vie et le développement de *Lymnea stagnalis* a diverses températures. Ce Gastéropode vit et se reproduit fort bien à des températures inférieures à 12°. Mais il reste de petite taille. Au-dessus de 12°, au contraire, l'animal grandit rapidement : la coquille s'accroît de 8 millimètres environ par mois. L'optimum de croissance est 20°.

Dans nos pays, où la température des mares atteint aisément 15°, 18° et plus pendant les mois d'été, la Lymnée devient grande. Mais dans certaines localités froides ou exposées au nord, la température des mares ou des fossés ne dépasse que très rarement 12°. Alors les Limnées se reproduisent et donnent naissance à des descendants qui, comme leurs parents, restent de petite taille. Ce caractère finit par devenir héréditaire : ces petites Lymnées, transportées dans des régions chaudes, demeurent petites. Les naturalistes sont amenés ainsi à créer une nouvelle variété.

Certaines formes polymorphes que l'on rencontre dans les couches géologiques, comme les Planorbes du lac Miocène de Steinheim (Würtemberg), qui vont depuis la variété *trochiformis* jusqu'à la variété *oxystomus*, paraissent devoir leur existence à des différences de température et peut-être de salure de leur habitat.

Des différences de température peuvent donc, dans certaines conditions, être causes formatives d'espèces. Si, par suite d'une élévation graduelle de température ou d'un refroidissement progressif et continu, le degré thermique du milieu marin ou terrestre, où vit un être, va en se rapprochant ou en s'éloignant constamment du point optimum pour une espèce, il peut en résulter, pour elle, une variation continue dans un même sens, la déformation ou la diminution systématique de certains organes ou caractères. Ainsi, peut-être, trouveraient leur explication certains cas particuliers d'orthogénèse. Il ne faut pas chercher, pour tous les cas d'orthogénèse, la même explication.

Enfin, les températures limites de vie ou de reproduction peuvent aussi intervenir en créant, à travers la zone de répartition primitive d'une espèce, des barrières thermiques, occasionnant une ségrégation.

Giard insistait souvent sur ce fait, que l'optimum de température, pour les éléments sexuels ou gonades, pouvait être, chez beaucoup d'animaux, différent de l'optimum de température pour le développement du corps ou soma. Il se complaisait à montrer l'indépendance relative du soma et du

germen, celui-ci greffé en quelque sorte sur celui-là, ou mieux encore, parasite de lui : « Les gonades sont quelque chose comme des parasites qui vivent du soma, tout en gardant leur individualité propre. Ou plutôt, l'ensemble du germen et du soma forme une symbiose. Dans tous les cas c'est une symbiose peu profonde, car les deux termes peuvent être séparés et vivre de leur vie propre. »

L'optimum de reproduction est généralement situé à un niveau thermique plus bas que l'optimum de croissance. C'est ainsi que beaucoup d'animaux continuent leur croissance ou leur métamorphoses après la reproduction. Chez *Triton punctatus*, *Triton alpestris*, chez les *Amblystomes*, la reproduction peut se faire à l'état de larve. Dans nos pays l'Amblystome ne dépasse ainsi presque jamais le stade larvaire. C'est la forme sous laquelle il est connu et désigné sous le nom d'Axolotl. Ces phénomènes, dits de *progénèse*, sont bien connus aujourd'hui. Un certain nombre de Vers parasites présentent le phénomène inverse : l'optimum de développement des éléments sexuels et de l'œuf fécondé est plus élevé que celui du corps de l'adulte. Tel est le cas de la Ligule. Ce Cestode vit et se développe, en longs rubans, dans la cavité générale des Poissons, mais ce n'est que dans l'intestin des Oiseaux, à une température de plus de 40°, que les cellules sexuelles mâles et femelles se développent et que la reproduction a lieu.

La loi de l'Optimum est extrêmement générale dans les phénomènes de la vie. On peut dire que c'est la loi qui domine ces phénomènes. On trouve une loi du même type pour tous les agents physiques et chimiques. Sachs compare la loi de l'optimum, prise en général, à la loi de la gravitation universelle et à celle de la réflexion de la lumière. D'innombrables phénomènes, disparates en apparence, ressortissent à cette loi.

Leo Errera, botaniste et philosophe, a bien compris lui aussi, toute l'importance de cette loi. Il lui a consacré une vingtaine de pages qui devaient prendre place plus tard, avec de nouveaux développements, dans la Philosophie botanique qu'il projetait d'écrire. Il relève, pour tous les êtres vivants :

1° un optimum de nourriture ; 2° un optimum de chacun des sels, et en général de chaque substance chimique simple ou composée (poisons) ; 3° un optimum de quantité d'eau ; 4° un optimum d'excitation ; 5° un optimum d'oxygène ; 6° de température ; 7° de pression ; 8° d'intensité lumineuse ; 9° de degré de similitude dans les croisements pour la vigueur et la santé des rejetons.

« Après les exemples que nous avons passés en revue et qu'il serait aisé de décupler, dit-il, il n'y a pas de doute que nous touchions ici à l'un des principes fondamentaux de la physiologie, à la loi quantitative de la vie.....

Tout phénomène vital qui est fonction d'une variable, commence à se produire à partir d'un certain état de la variable (minimum) ; se réalise de mieux en mieux, à mesure que la variable croît jusqu'à un état déterminé (optimum), après quoi, un accroissement de la variable fait réaliser de moins en moins bien le phénomène. Celui-ci s'arrête enfin quand la variable a atteint une certaine valeur (maximum). » « S'il fallait indiquer la cause profonde, nous la trouverions sans doute dans les propriétés chimiques et physiques de ce mélange complexe qui constitue la partie proprement active des cellules : le protoplasma. »

Cette cause, entrevue et signalée de loin par Errera, c'est celle que, dans ce travail, j'ai cherché à dégager. Elle est multiple : il y a aux prises des phénomènes chimiques et des phénomènes physiques antagonistes ; et le *temps* vient encore insidieusement embrouiller la marche des choses.

CHAPITRE IV

RECHERCHES SUR LES CAUSES PHYSICO-CHIMIQUES DE LA VARIATION DE L'ACTIVITÉ PHYSIOLOGIQUE AVEC LA TEMPÉRATURE. LOI DE VAN' T HOFF ET ARRHÉNIUS.

Le phénomène de variation de l'activité physiologique, une fois reconnu et étudié en son allure, les chercheurs se sont efforcés de l'expliquer par des considérations physiques et chimiques, appuyées sur des données numériques :

1° Pendant très longtemps les auteurs se sont bornés à invoquer les vibrations moléculaires rapides produites par la chaleur dans les corps. C'est encore à cette explication que s'arrête Pfluger en 1875 dans son mémoire intitulé : *Uber die physiologische Verbrennung in den lebendingen Organismen.* « Si je me demande, dit-il, quelle est la cause pour laquelle l'animal remis au chaud redevient si actif, l'évidence me dicte cette réponse : c'est parce qu'à ses organes est apportée de la chaleur qui met en vibration les atômes des molécules et produit leur dissociation. »

Spallanzani, plus attaché aux faits accessibles à l'observation, avait mis en lumière pour quelle cause les œufs des Insectes résistent mieux aux grands froids que les animaux adultes. Alors que ceux-ci sont déjà congelés, dans leurs œufs, corpuscules très petits, « les humeurs conservent leur fluidité, comme on s'en aperçoit si on les écrase avec l'ongle ».

De même, Spallanzani montre que c'est au refroidissement des muscles et des organes eux-mêmes qu'il faut attribuer la perte de la sensibilité et de l'activité motrice.

2° Un siècle plus tard, CLAUDE BERNARD, reprenant les mêmes idées, en donne, en des expériences admirables, la preuve définitive ; il en tire aussitôt les conséquences qu'elles renferment : « L'expérience établit que l'animal tombe en état d'engourdissement ou d'hibernation parce que tous ses éléments organiques sont entourés d'un milieu refroidi, *dans lequel les actions chimiques se sont abaissées*, et, proportionnellement, les manifestations fonctionnelles vitales ». Voici, mise en évidence, l'influence de la chaleur sur les réactions chimiques intra-organiques et, par leur intermédiaire, sur « les manifestations fonctionnelles vitales ».

Il le prouve ainsi :

1° Une Grenouille refroidie, dont on réchauffe une patte, se rétablit aussi vite quand le nerf est sectionné que quand il est conservé ; le sang suffit à lui seul à raviver l'activité des tissus, du cœur en particulier ;

2° Le sang veineux des animaux refroidis est presque aussi rutilant que le sang artériel, ce qui indique que les combustions sont fort réduites ; « la chaleur produite est faible, et l'acide carbonique est excrété en petite quantité ».

Dans les conclusions qu'il formule, à la fin de son grand mémoire sur les Infusoires, ROSSBACH, après avoir montré que les mouvements rythmiques des vésicules contractiles sont directement liés à l'apport d'oxygène et résultent de l'oxydation du protoplasma, mentionne expressément que cette capacité d'oxydation augmente avec la température et diminue en même temps qu'elle. Elle dépend, en outre, de la quantité de matière oxydable présentée dans le protoplasma et de la grandeur de l'apport d'oxygène. Rossbach, avec une grande perspicacité, devine bien que la chaleur n'accélère pas l'oxydation, uniquement en agissant sur les réactions chimiques, mais que des phénomènes physiques sont, en même temps, influencés : tels sont ceux dont dépend la grandeur de l'absorption des gaz, en particulier « le pouvoir endosmotique ». « Il résulte de là, dit-il, que la rapidité des mouvements rythmiques, à l'état normal, dépend de la quantité de la substance oxydable de l'oxygène, et de la température. » Cette

opinion de Rossbach, de Sachs, de Claude Bernard, est bientôt celle de tous les physiologistes ;

3° Un nouveau et grand progrès fut fait, quand, à la vision qualitative du phénomène, on substitua une analyse numérique et un essai d'explication quantitative. C'est Oscar Hertwig qui le premier s'engagea dans cette voie. Sous l'égide de Van' t Hoff et de l'école hollandaise, la chimie-physique venait, quelques années auparavant, de prendre un essor inattendu et de se constituer en doctrine. Dès 1898, O. Hertwig, dans un mémoire fameux sur l'*Influence de la température sur le développement des Grenouilles*, après avoir précisé par des mesures les vitesses diverses du développement de l'œuf et de la métamorphose de ces Batraciens, à différentes températures, osa invoquer la loi de Van' t Hoff et exprimer l'opinion que les faits qu'il venait d'observer étaient régis par elle Cohen, soumettant plus tard au calcul les données recueillies par Hertwig, a pleinement confirmé son assertion.

Je rappelle brièvement les résultats de Hertwig : Il choisit deux espèces de Grenouilles : *Rana fusca* et *Rana temporaria*. Dans une première série d'expériences, il note, à diverses températures, les laps de temps nécessaires à l'œuf pour parvenir à un stade défini. Ces stades sont : le commencement de la première segmentation (division en 2), le commencement de la seconde segmentation (partage de l'œuf en quatre cellules), et le commencement de la troisième segmentation (8 cellules). Les temps nécessaires pour atteindre un stade déterminé donnent une mesure « du travail de développement » accompli. Les vitesses de développement à chaque température sont en raison inverse des temps.

Dans une seconde série d'expériences, O. Hertwig précise quantitativement la vitesse du développement de l'embryon à diverses températures : partant du stade *blastula* il distingue neuf stades, jusqu'à l'apparition de la première ébauche des extrémités postérieures sous forme de petits bourgeons.

Hertwig condense les résultats trouvés par lui dans deux figures. En prenant pour abscisses les températures et pour ordonnées les *temps*, il obtient des courbes qui représentent

les données expérimentales. J'ai donné, ci-joint, non les courbes même de Hertwig, mais ces courbes transformées en prenant pour ordonnées les *vitesses* (inverses des temps) et pour abscisses les températures (fig. 6 et 7).

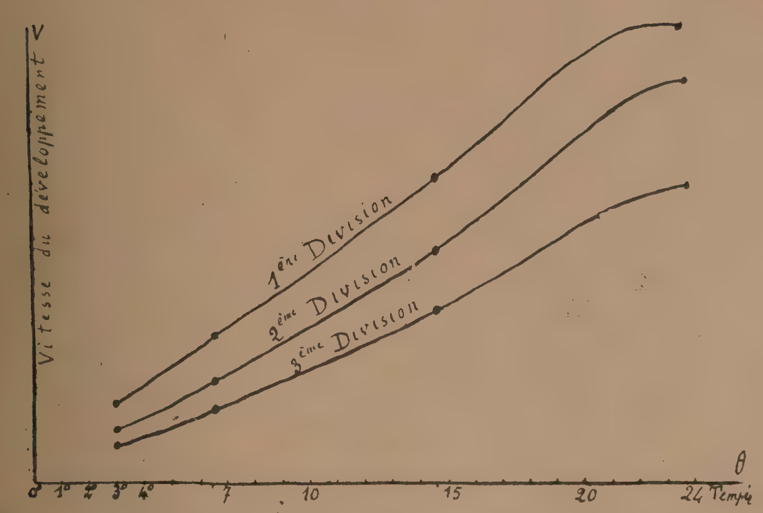


Fig. 6. — Expériences de O. Hertwig ; 1re série : vitesse de segmentation de l'œuf. Les vitesses sont représentées à des échelles différentes pour que les courbes ne se confondent pas. On a pris $v = \frac{26}{t}$; (t = temps-heures)

Les trois courbes de la figure 6 représentent respectivement la première, la seconde et la troisième division. Les deux premières exigent un temps assez long à s'achever ; la troisième au contraire se fait très vite.

Le domaine thermique du développement normal s'étend entre 0° et 24°. L'optimum, selon Hertwig, est 22°.

A 3°, le processus est très lent : pour arriver à la 1re, 2e et 3e division, il faut respectivement : 12 heures, 18 h. 15 m. et 26 heures.

A 24°, la 1re division a lieu au bout de 2 h. 10 m. ; la 2e, 2 h. 40 après le début ; la 3e, 3 h. 25.

Ainsi, il faut cinq fois plus de temps à 3° qu'à 24° pour arriver à la 1re division.

Hertwig, réfléchissant à ces faits, cherche à en comprendre le sens et la cause.

Le « *travail de développement* », notion introduite par lui, comprend, dit-il, deux sortes de phénomènes :

1° Le travail chimique ; 2° le travail de différenciation morphologique.

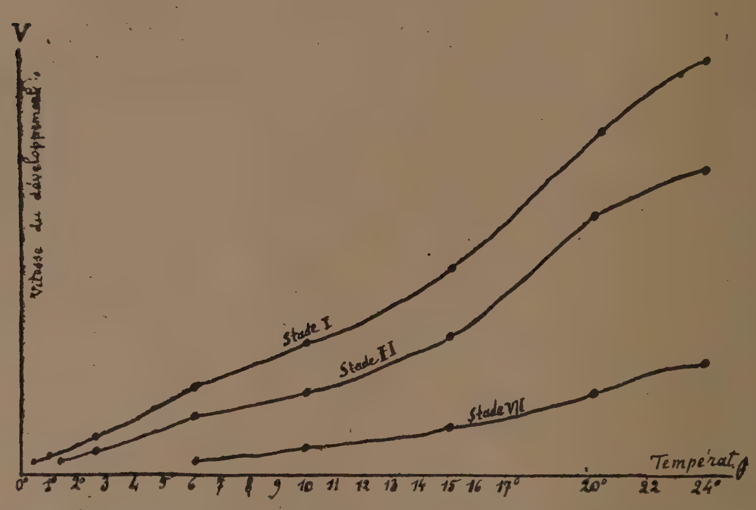


Fig. 7. — Expériences d'O. Hertwig ; 2e série : vitesse du développement de l'embryon (larve). Les vitesses sont représentées à des échelles différentes. On a pris $v = \frac{11}{t}$; (t = temps en jours).

Le travail chimique consiste surtout dans la formation de *substance nucléaire.* Elle se constitue aux dépens du protoplasma de la cellule par transmutation. Dans l'œuf de beaucoup d'Echinodermes, où la division cellulaire n'existe pas au début, l'accroissement du noyau est même le seul travail qui se produise au commencement. Dans l'œuf non divisé d'un Echinoderme, la matière nucléaire atteint à peine la millième partie de l'œuf, tandis que dans la larve éclose, elle constitue le tiers ou le quart de la masse totale. D'une façon générale, au cours du développement de l'œuf, elle croît en progression géométrique de raison 2.

Comment donc la température, se demande Hertwig, accroît-elle la vitesse du développement ? « Je crois, répond-il, que cette accélération porte essentiellement sur le processus chimique de formation de la substance nucléaire. » — ceci au

point de vue qualitatif —. Au point de vue quantitatif, Hertwig renvoie aux *Etudes de Dynamique chimique* de Van' t Hoff. « Dans la partie intitulée : Influence de la température sur les réactions chimiques, il est démontré que les variations de température exercent sur la vitesse des réactions chimiques une influence bien définie que l'on peut exprimer par une formule mathématique. »

L'accélération du développement à haute température est due alors, surtout, à ce que « les combinaisons complexes de la nucléine, dans le laboratoire chimique de la cellule, sont élaborées avec une vitesse en relation avec le degré thermique ». Mais Hertwig est bien éloigné de croire que la chaleur n'ait que cette seule action : « En dehors des processus chimiques, il se déroule encore, pendant le développement, des phénomènes d'autre sorte, qui sont certainement influencés par la température ». Tels sont les mouvements complexes dont sont le siège le protoplasma et le noyau de la cellule, pendant la karyokinèse.

Enfin, Hertwig exprime l'idée qu'il sera sans doute possible, un jour, de faire le départ de ce qui se rapporte au travail chimique et de ce qui constitue le travail morphologique.

Ernest Cohen a examiné au point de vue de la Chimie physique les résultats obtenus par Hertwig dans sa seconde série d'expériences. Il a montré, qu'entre 6° et 24°, ils vérifient bien la *règle* de Van' t Hoff suivant laquelle, pour toute augmentation de température de 10°, la vitesse du phénomène devient de deux à trois fois plus rapide. Choisissant les expériences sur le développement embryonnaire (2e série de Hertwig), Cohen a calculé, pour les sept premiers stades de ce développement distingués et étudiés part Hertwig, les vitesses relatives du développement à 6°, 10°, 15°, 20° et 24°. Pour chaque stade embryonnaire considéré, la vitesse du développement est définie comme inversement proportionnelle au temps nécessaire pour parvenir à ce stade, et la vitesse à 6° est prise pour unité. Ainsi, à 6°, l'embryon de *Rana fusca* met 4 jours, 75 pour arriver au premier stade ; c'est la vitesse prise pour unité. A 10°, il met seulement 3 jours, 16. La vitesse à 10° est

donc $\frac{4,75}{3,16} \times 1 = 1,2$. E. Cohen a dressé le tableau suivant où les chiffres romains indiquent le stade embryonnaire défini par Hertwig :

Température	Vitesse de développement							
	I	II	III	IV	V	VI	VII	Moyenne
6°	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
10°	1,2	1,4	1,4	1,5	1,6	1,6	1,8	1,5
15°	2,4	2,3	2,25	2,4	2,8	3,0	3,5	2,6
20°	3,9	4,4	4,5	4,6	5,3	5,5	6,0	(4,9)
24°	4,95	5,6	6,0	6,0	7,0	7,0	7,5	(6,3)

Les valeurs inscrites sur une même ligne horizontale du tableau précédent, n'offrant pas de grandes variations, Cohen estime qu'il est possible de calculer une moyenne sans grandes erreurs (surtout au-dessous de 20°). C'est la courbe de ces valeurs moyennes que représente la courbe de la figure 8,

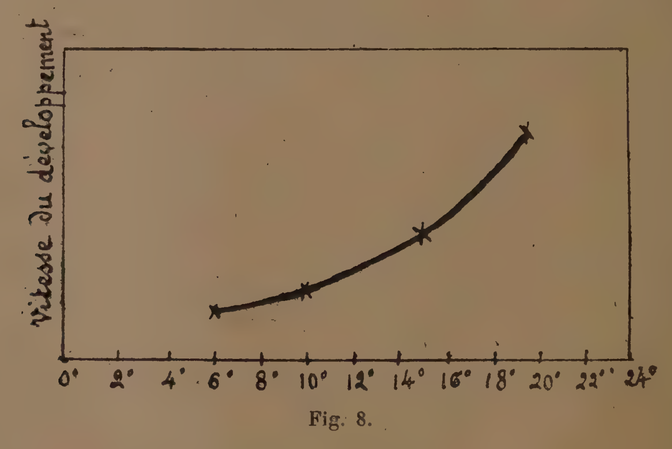


Fig. 8.

reproduite d'après Cohen. Le coefficient thermique Q_{10} a, d'autre part, été calculé par ce savant pour les expériences précédentes : « Ici également, dit-il, une augmentation de 10° dans la température double ou triple la vitesse ; en d'autres termes, la température exerce ici un effet aussi grand que dans les réactions chimiques ordinaires ».

Quelques années plus tard (1905), ABEGG, frappé des expériences que venait d'effectuer PETER au laboratoire de Naples, avec des œufs d'Oursins, chercha à leur appliquer la loi de Van' t Hoff. « La vie animale, dit-il, étant, en dernière analyse un système de réactions chimiques, il n'est pas étonnant que les phénomènes éprouvent la même accélération par élévation de température. Les expériences de Peter avaient porté sur les œufs d'*Echinus microtuberculatus* et de *Sphærechinus granularis*. Il avait étudié l'influence de la température sur le développement des œufs fécondés de ces deux espèces d'Echinodermes. A cause des limites imposées par les conditions de vie, il n'avait pu faire porter ses recherches qu'entre 14° et 25°.

1° Abegg vérifia d'abord la validité de la règle de Van' t Hoff pour ces phénomènes de développement.

2° Il calcula le coefficient thermique Q_{10}, relatif à une différence de 10°, et trouva pour :

Echinus micro	2,13
Sphœrechinus	2,15

3° Il rapprocha des nouvelles recherches de Peter les anciennes expériences d'O. Hertwig sur la Grenouille, qui embrassaient un domaine thermique plus étendu (de 1° à 24°). Il trouva pour valeur du coefficient thermique moyen $Q_{10} = 2,9$. Ce coefficient d'ailleurs ne demeure pas constant : il est plus fort aux basses qu'aux hautes températures. Ainsi on a :

$Q_{10} = 3,3$ entre 2°5 et 14°5
$Q_{10} = 2,3$ entre 10° et 24°.

4° Enfin Abegg constata que le coefficient de température s'est montré assez indépendant du stade de développement que l'on considérait. Ainsi, pour Echinus et Sphœrechinus, il a pour valeur 2,3 depuis la fécondation jusqu'à la division, et 2 pour les stades ultérieurs.

Quelques mois plus tard, Abegg publia une note complémentaire. Il rappelait les anciennes mesures de *Hugo Schultz* (1877) sur la production de CO^2 par la Grenouille (Rana esculenta) à diverses températures.

Voici quelques nombres :

Température	CO^2 en cc./kg. par heure ($\theta = 0°$, P = 760)
—	—
1°0	4,31
1°5	7,50
15°4	35,30
25°0	76,26
33°1	314,53
33°5	340,48

Le coefficient thermique a pour valeur 2 environ.

Enfin PFLUGER a mesuré vers la même époque (1878) la quantité de CO^2 dégagé par un lapin dont il faisait varier la température du corps. Il a trouvé a :

38°6 641 cc. de CO^2 (0° ; 760 mm.) par kg.-heure
40°6 728

ce qui correspond à un coefficient de température $Q_{10} = 1,9$ d'après la formule [1] :

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}.$$

(1) Cette formule s'obtient ainsi :
Supposons que pour deux températures, t_1 et t_2, on ait, pour valeur numérique du phénomène, K_1 et K_2. Posons :

$$\frac{K_2}{K_1} = \lambda.$$

Comme l'accroissement de K se fait en progression géométrique, *pour 1°* le coefficient thermique est :

$$\sqrt[t_2-t_1]{\lambda} \quad \text{ou} \quad \lambda^{\frac{1}{t_2-t_1}};$$

Pour 10°, le coefficient est donc :

$$\left(\lambda^{\frac{1}{t_2-t_1}}\right)^{10} = \lambda^{\frac{10}{t_2-t_1}};$$

ou, en remplaçant λ par sa valeur :

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1}\right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}}.$$

A partir de 1905 les travaux se succèdent plus rapidement. En 1907 KANITZ applique la règle de Van' t Hoff (R. G. T. Regel : Reaktionsgeschwindigkeitregel) aux mesures d'OTTO FRANK. Ce dernier avait déterminé la fréquence des battements du cœur du Lapin entre 21°2 et 37°6 et du Chien entre 21°4 et 35°.

Les principales données d'Otto Frank sont consignées au chapitre suivant. Le coefficient de température calculé par Kanitz est $Q_{10} = 3$ environ pour le Lapin, et 2 environ pour le Chien. La valeur du coefficient thermique diffère donc avec les espèces.

Kanitz conclut son mémoire par ces mots : « La relation entre la fréquence des battements du cœur des Mammifères et la température, est ainsi exprimée, entre 20° et 39° environ, par la même formule mathématique que celle qui représente la dépendance entre la vitesse des réactions chimiques et la température ».

L'année suivante (1908) KEITH LUCAS détermine, par des mesures très précises, le coefficient de température de la vitesse de conduction dans le nerf et celui de la période latente du muscle.

La vitesse moyenne de conduction du nerf, chez les Grenouilles, à 8° ou 9°, est de 16 m. 3 par seconde, et à 18°-19°, de 28 m. 6. Le coefficient thermique Q_{10} a donc pour valeur 1,79. Chez les Mollusques, Maxwell avait trouvé 1,78. Wooley, la valeur 1,79 à 2,00, pour le *muscle strié* des Batraciens.

Ceci l'incite à supposer que le processus de conduction est de nature similaire, dans le muscle et dans le nerf. D'autre part, le coefficient thermique de la période latente a une valeur très différente : 3,26 à 3,30. Keith Lucas pense que la conduction, dans le muscle, ne consiste pas dans la propagation du phénomène contractile lui-même, mais dans celle d'une autre perturbation indépendante, provoquant sur son passage, au point où elle est parvenue, le phénomène contractile.

Durant ces neuf ou dix dernières années (1905 à 1914) JACQUES LŒB, BRAILSFORD ROBERTSON et CH. SNYDER, ont fait paraître dans les *Archives de Pflüger*, le *Biological Bulletin*, l'*American Journal of Physiology*, les *Archives de Physiologie*, *The Journal*

of experimental Zoology, le *Biochemische Zeitschrift*, le *Biologisches Centralblatt*, le *Zeitschrift fur allgemeine Physiologie*... etc., et Jacques Lœb, en outre, dans ses livres, toute une série de travaux très importants sur l'interprétation chimique de tous les modes de l'activité vitale et sur l'application de la loi de Van't Hoff et Arrhénius à ces phénomènes. J'analyserai plus en détail, dans les deux chapitres suivants, les données qui se rapportent à l'activité musculaire, et je rapporterai un certain nombre de tableaux numériques, traduisant les résultats des mesures. Je ne parlerai ici que des expériences sur les autres activités biologiques et des considérations générales développées par les auteurs.

Jacques Lœb, après avoir rappelé les expériences d'Oscar Hertwig sur les œufs de Grenouilles et celles de Peter sur les œufs d'Oursins, a cru bon de déterminer, avec plus de précision que ce dernier, la vitesse du développement de l'œuf d'Oursin. Il a choisi une espèce différente : *Strongylocentrotus*. Lœb a mesuré la durée des périodes comprises : 1° entre la fécondation et la première division ; 2° entre celle-ci et la seconde... 5° entre la quatrième et la cinquième. Pour les divers individus, ces périodes sont très constantes, surtout les premières, où la segmentation des œufs se fait presque simultanément. Je rapporte deux séries d'observations faites par Lœb.

Durée de la période comprise entre la fécondation et la première segmentation (stade 2)

Tempér.	Durée — Minutes	Tempér.	Durée — Minutes	Tempér.	Durée — Minutes
3° C.	532	8°	210	17°4	87
4°	469	9°	159	19°	78
5°	352	10°	143	20°	75
6°	275	12°	131	21°	78
7°	291	15°	100	22°	75

A partir de 20°, la vitesse de segmentation ne croît plus. Au-dessus de 23° la segmentation n'a plus lieu. Le coefficient de température, calculé par Lœb, n'est pas constant : il est plus élevé aux basses températures qu'aux températures supé-

rieures. Entre 3° et 13° il est de 3,91 ; entre 5° et 15° : 3,52 ; entre 9° et 19° : 2,04 ; entre 12° et 22° : 1.74. La valeur moyenne, entre 3° et 22°, est 2,86, nombre identique à celui que l'on peut calculer avec les données de Hertwig pour la Grenouille. « Il semble probable, dit Lœb, que le nombre 2.8 représente la valeur moyenne du coefficient de température, pour la vitesse du développement de tous les animaux en général ».

Voici encore le tableau des intervalles de temps nécessaires à l'œuf pour passer de la première segmentation (stade 2) à la seconde segmentation (stade 4).

Tempér.	Temps employé	Tempér.	Temps	Tempér.	Temps
5°	180 + x	10°	92	19°	49
6°	163	12°	81	20°	48
7°	150	14°	66	21°	51
8°	134	15°	54	22°	60
9°	118	17°4	57		

Entre 5° et 15°, le coefficient est supérieur à 3,33 ; entre 10° et 20° il est 1,91. On voit qu'au dessus de 20° il y a un ralentissement du phénomène.

Ces recherches sur le coefficient de température, dit Lœb, « montrent qu'une interprétation chimique du phénomène de la segmentation est parfaitement justifiée ». Le coefficient trouvé, 2,86 est d'ailleurs bien caractéristique des réactions chimiques. « Celles qui ont lieu dans l'œuf sont, sans aucun doute, des synthèses de substances nucléaires. Mais nous avons déjà vu, combien les choses sont, ici, plus compliquées. Il ne s'agit pas simplement de processus chimiques ; comme dans tous les phénomènes vitaux, les processus purement chimiques et les processus physiques s'enchaînent les uns les autres : dans le cas présent, par exemple, la synthèse des substances nucléaires s'accompagne de la division du noyau et de celle de la cellule qui, toutes deux, sont des manifestations de forces physiques résultant des transformations chimiques ».

Déjà, dans la « *Dynamique des phénomènes de la vie* », J. Lœb avait montré la portée générale en Biologie de la loi de Van' t Hoff et Arrhénius. « Les phénomènes vitaux varient proportionnellement à la vitesse de réaction des processus chimiques.

La vitesse des contractions cardiaques et des mouvements respiratoires augmente avec la température ; les mouvements de la locomotion deviennent également plus vifs jusqu'à ce qu'on arrive aux environs de 40°... » C'est à son instigation que Snyder et Robertson ont entrepris, en 1905, et 1906, le premier, ses expériences sur la vitesse de contraction du ventricule du cœur de la Tortue à différentes températures, le second, ses recherches sur les battements cardiaques d'une Daphnie (*Cerio-daphnia*). Ces expériences confirmèrent les idées hypothétiques qui les avaient suggérées.

Je donnerai, au chapitre suivant, comme je l'ai dit déjà, les tableaux numériques des mesures expérimentales. Je terminerai celui-ci en exposant les considérations théoriques qu'on a développées à leur propos.

La *règle* de Van' t Hoff indique que, pour toute élévation de température de 10°, la vitesse d'une réaction devient environ double ou triple, de sorte que le rapport

$$\frac{v_{t+10}}{v_t} = K$$

et compris entre 2 et 3.

Mais cette *règle*, Van' t Hoff la donne comme purement empirique. Il n'y attache pas une valeur absolue. Il relève lui-même, aussitôt après l'avoir indiquée, plusieurs exceptions [1]. Ainsi la décomposition de l'Hydrogène phosphoré a un coefficient notablement inférieur à deux : 1,2. Le coefficient thermique de l'Hydrogène arsénié (décomposition de AsH^3 en $As + H^3$) est 1,53. Au contraire, la réaction de dédoublement de la salicine par l'émulsine a pour coefficient 7,14. Mais Van' t Hoff a donné d'autre part une *formule* théorique qui exprime analytiquement la variation du coefficient K de vitesse des réactions chimiques en fonction de la température, d'une façon absolument générale. Cette formule est :

$$\frac{d \operatorname{Log} K}{d\theta} = \frac{A}{\theta^2} + B$$

[1] Van' t Hoff : *Leçons de Chimie Physique*, trad. par Corvisy. Tome I, *Dynamique Chimique*, p. 230 et 231.

où θ désigne la température ; A, B et C des coefficients constants.

Arrhénius avait donné de son côté la formule

$$\frac{d \operatorname{Log} K}{d\theta} = \frac{A}{\theta^2}$$

qui est un cas particulier de celle de Van't Hoff (le cas où l'on fait $B = 0$). En adoptant cette formule plus simple d'Arrhénius, on obtient, par intégration :

$$\operatorname{Log} K = -\frac{A}{\theta} + \text{Const.}$$

Cette formule exprime ce que j'appellerai désormais la *loi* de Van't Hoff et Arrhénius.

Snyder la mentionne expressément dans son mémoire de 1906 intitulé : *The influence of temperature upon the rate of heart beat in the light of the law for chemical reaction velocity*. Il écrit ces phrases : « Nous pouvons dire hardiment qu'un changement de température influence le nombre des battements cardiaques suivant une vitesse qui obéit à une loi mathématique. Cette vitesse est la même que celle que l'on sait convenir aux réactions chimiques, lorsqu'on fait varier la température. Elle est donnée par la formule d'Arrhénius. » Mais il se borne, dans ce mémoire, comme dans tous ceux qu'il a publiés ultérieurement, — sauf un — à calculer le *coefficient de température* pour 10° et à affirmer qu'il vérifie la *règle* de Van't Hoff, c'est-à-dire qu'il est compris entre 2 et 3. Pourtant, quand on examine les coefficients calculés par Snyder lui-même, on constate qu'ils sont bien loin d'être constants, et même de rester compris entre 2 et 3. Dans une même série d'expériences, ils varient par exemple de 4,9 à 1,9, de 4,1 à 1,7 et même de 6,2 à 1,2.

Ces écarts énormes, Snyder les fond dans des moyennes.

Ces moyennes donnent en effet un nombre compris entre 2 et 3 ; ainsi la *règle* de Van't Hoff paraît à Snyder toujours d'accord avec les faits.

Si, au lieu d'effacer les différences dans des moyennes, Snyder avait considéré la série développée des expériences et pris en considération les écarts des coefficients particuliers, il eut été sans doute amené à l'idée que le phénomène global se com-

posait de plusieurs phénomènes et ne pouvait pas être représenté par la seule *règle* de Van't Hoff ni même par la seule *loi* de Van't Hoff et Arrhénius. D'une façon plus évidente encore, ce fait, semble-t-il, aurait dû lui apparaître, lorsqu'il compara, dans un article intitulé : « Temperaturkoefficient der Geschwindigkeit der Nervenleitung », les valeurs observées et les valeurs calculées d'après la formule d'Arrhénius.

Il trouve d'abord, aux basses températures, des valeurs à peu près concordantes quoique trop faibles, puis, à mesure que la température s'élève, la formule d'Arrhénius donne des nombres toujours plus excessifs et, à 25°, le nombre calculé est déjà le double de la valeur observée. C'est ce que montre le tableau suivant :

A = 7650

Tempér.	Valeur observée	Valeur calculée
3°45	5,65	5,65
4°82	8,55	6,47
6°35	10,32	7,54
9°25	13,7	11,2
14°25	16,0	16,0
17°46	18,8	22,5
23°25	20,67	36,0
25°00	22,2	44,0

Snyder n'envisage pas la question de l'*optimum*, ni la décroissance de la vitesse du phénomène au-delà de ce point cardinal.

Brailsford Robertson s'est peu occupé de l'action de la température. Mais il a introduit en Biologie une notion extrêmement importante : celle de *réaction autocatalytique*. Il a surtout développé les conséquences de cette notion, et montré que la formule mathématique qui la traduit fournit des valeurs numériques remarquablement concordantes avec celles que donnent les mesures de certains phénomènes. Robertson a appliqué sa théorie, d'abord aux phénomènes de croissance — croissance des plantes ou de l'homme —, puis aux phénomènes de l'activité nerveuse, aux fonctions psychologiques comme la mémoire.

Le phénomène d'autocatalyse et la loi selon laquelle il se

déroule, étaient déjà connus des chimistes depuis un mémoire célèbre de Wilhelm Ostwald. Mais il ne joue pas, jusqu'ici, en Chimie, le rôle éminent qui lui paraît réservé en Biologie. Les chimistes appellent réaction autocatalytique une réaction dans laquelle un (ou plusieurs) des produits qui se forment au cours de l'opération est, pour la réaction, un catalyseur. Celle-ci tend donc, de ce fait, à s'accélérer, en même temps que sa vitesse tend à diminuer par épuisement des substances initiales qui l'ont fait naitre.

Avant les travaux très développés de Robertson, J. Lœb avait déjà entrevu l'importance de l'autocatalyse en Biologie. Ses idées à ce sujet se rattachent très étroitement à celles qu'O. Hertwig a exposées dans son mémoire sur le développement des œufs et des embryons de Grenouilles, en fonction de la température.

Plus exactement, elles ne sont qu'une transposition plus précise, en langage chimique, des vues d'Hertwig. Voici ce qu'écrit Lœb dans la « Fécondation chimique » (1). « Il s'agit de prouver que le noyau est lui-même, ou qu'il contient, une enzyme pour la synthèse des substances nucléaires, qu'en d'autres termes, cette synthèse est un processus autocatalytique. J'ai fourni cette preuve pour la première fois en 1906 : « Si l'on considère la vitesse de ce phénomène de synthèse, on remarquera, qu'avec chaque nouveau stade de la segmentation, elle devient double. Ceci n'est naturellement vrai que pour les stades initiaux du développement, jusqu'au stade 128, peut-être plus loin encore ; ensuite, à un certain moment, le rapport doit changer. »

« Examinons ces premiers stades. L'œuf fécondé n'a qu'un seul noyau. Pendant la première période de la segmentation, la masse de celui-ci devient double, et l'œuf entre dans la deuxième période avec deux noyaux. De nouveau, la masse et le nombre des noyaux augmentent de deux, (car chaque noyau est égal, au point de vue de sa masse, au noyau primitif de

(1) Jacques Lœb. *La fécondation chimique*. Trad. par Anna Drzewina. Paris. Mercure de France. 1911.

l'œuf fécondé), et l'œuf entre dans la nouvelle période avec 4 noyaux, dans la suivante avec 8..., etc. Or, la durée des périodes successives n'augmente pas, elle peut être considérée plutôt comme constante, les oscillations, à température constante, étant très faibles et n'ayant aucun rapport avec le nombre des noyaux formés. Par conséquent, la vitesse de réaction, pendant la synthèse des substances nucléaires, est, pour chaque période de segmentation, environ deux fois plus grande que pour la période précédente ; elle est constamment proportionnelle au nombre des noyaux. Ceci indique que chaque noyau agit comme catalyseur dans la synthèse des substances nucléaires, l'action accélératrice des catalyseurs étant en général proportionnelle à leur masse. — J'en ai déduit tout d'abord, continue Lœb, que la vitesse de la synthèse des substances nucléaires, dans l'œuf, augmente proportionnellement au nombre des noyaux formés, fait qui est caractéristique pour l'autocatalyse. Mais, comme à ce moment, l'œuf ne reçoit aucune nourriture du dehors, la masse de substance aux dépens desquelles se forment les noyaux doit nécessairement diminuer.

« Ces faits indiquent que la vitesse de la synthèse des substances nucléaires est fonction de deux influences antagonistes. L'une est la loi d'action de masse, suivant laquelle la vitesse de formation des noyaux doit diminuer, selon une certaine règle, à mesure que le nombre des noyaux augmente ; l'autre, c'est la présence, dans le noyau, d'un catalyseur, qui fait que la vitesse de la synthèse augmente proportionnellement au nombre des noyaux déjà existants. Au début de la segmentation, lorsque la masse totale des substances nucléaires est encore très faible par rapport au protoplasma, la seconde influence est très manifeste. Dans les stades plus avancés, la première devient prédominante... Cette action du noyau sur la synthèse des substances nucléaires et l'importance de celle-ci pour la croissance et la reproduction, montrent qu'une des propriétés les plus mystérieuses de la cellule, la reproduction automatique, se ramène, en définitive, à un phénomène bien connu dans la chimie des ferments, à savoir, l'autocatalyse. »

On reconnaît, dans le passage précédent, les considérations de Hertwig sur le « travail chimique » et le travail morphologique pendant le développement, et la variation du rapport entre la masse des noyaux et celle du cytoplasma.

Robertson, après avoir rappelé l'équation différentielle :

$$\frac{dx}{dt} = Kx(a-x)$$

des phénomènes autocatalytiques monomoléculaires, (a quantité initiale du corps qui se détruit pendant la réaction, x quantité détruite de cette substance à l'instant t, k constante), et en avoir déduit l'intégrale sous la forme :

$$\text{Log}\,\frac{x}{a-x} = K(t-t_1)$$

a comparé, pour la croissance de l'Avoine, les nombres observés avec ceux calculés d'après la formule précédente.

Les résultats de la comparaison sont très bons. Voici un extrait du tableau publié. x est le poids de l'Avoine au temps t; A le poids final ou poids maximum atteint par l'Avoine ; t_1 le temps nécessaire pour atteindre la moitié de ce poids maximum.

Avoine $A = 349,35$	Croissance des plantes fraîches $K = 0,0777$ $Kt_1 = 2,5947$ x : poids en grammes $t_1 = 33,3$		Plantes sèches $A = 61,8$ $K = 0,070$ $Kt_1 = 2,650$ x : poids en grammes $t_1 = 37,75$	
t : temps en jours	Observé	Calculé	Observé	Calculé
0	0,935	0,905	0,167	0,138
4	1,78	1,81	0,260	0,261
8	3,58	3,76	0,473	0,501
16	14,51	15,20	1,77	1,78
35	185,70	200,84	23,77	24,19
51	254,62	335,44	54,43	55,25
74	190,45	348,36	68,00	61,62

Pour la croissance du poids chez l'homme, la concordance est bien meilleure encore.

Brailsford Robertson a pu encore appliquer la théorie des phénomènes autocatalytiques aux phénomènes psychologiques et rendre compte, quantitativement, de ces phénomènes avec une précision qu'aucune autre théorie n'a jamais atteinte dans ce domaine. Par exemple, dans une série d'expériences

sur la mémoire, où des sujets devaient retenir des syllabes qu'on leur présentait pendant un temps et dans un ordre déterminés, et qu'on leur faisait répéter après un certain nombre de lectures, voici quels furent les résultats observés et calculés :

Nombre de lectures effectuées	Nombre de syllabes retenues (moyenne) Observé	Calculé
—	—	—
1	2,2	2,21
3	2,5	2,46
6	2,8	2,87
9	3,4	2,35
12	3,9	2,91

Enfin, Hans Przibram, a fait une série d'expériences extrêmement intéressantes : il a noté le nombre de mues et mesuré la vitesse de croissance des larves d'une Mante : *Sphodromantis binoculata* (Burm.), élevées à différentes températures. Il a mesuré aussi la vitesse de marche, en fonction de la température, d'individus adultes de l'espèce précédente et de larves d'une espèce voisine : *Mantis religiosa*. Ces dernières déterminations, particulièrement importantes au point de vue des recherches que j'ai faites moi-même, puisqu'elles se rapportent au même sujet, seront rapportées au Chapitre VI, en même temps que celles de Szymanski et de Karl Przibram. Je ne relève ici que les expériences relatives aux mues et à la taille.

I. — *Nombre de mues.*

Voici le nombre de mues de larves de Sphodromantis binoculata, élevées à différentes températures. (Les chiffres romains indiquent le nombre de mues ; les chiffres arabes le nombre d'animaux qui les ont éprouvées).

Sexe des individus	Température	Nombre de mues					
		VII	VIII	IX	X	XI	XII
		Nombre d'individus ayant subi ce nombre de mues					
Mâles pourvus de nourriture	37°			2	5		
	32°			1	1		
	27°		1	4			
	25°		3				
Femelles pourvues de nourriture	37°				1	1	
	32°						
	27°				7		
	25°			2	6		

On voit que les animaux, tant mâles que femelles, subissent un nombre de métamorphoses plus grand à haute qu'à basse température. Par exemple, les femelles ont, à 37°, dix à onze métamorphoses et à 25°-27°, neuf à dix seulement.

II. — *Croissance.*

La valeur absolue de l'accroissement de longueur (*s*), la durée de la croissance (*t*) et sa vitesse (*v*), pendant la période larvaire, jusqu'à l'apparition de l'imago, sont donnés par le tableau suivant :

Température C	Mâles			Femelles		
	s en mm.	*t* en jours	*v* en μ par jour	*s* en mm.	*t* en jours	*v* en μ par jour
37°	18 7	111	170	21,5	114	188
27°	18 2	111	164	23,5	123	208
25°	17 4	145	120	23,0	180	129

Le tableau précédent montre que l'allongement *s*, du corps, présente, chez la femelle, un maximum : 23 mm., 5, pour la température optima de 27° ; puis devient moindre pour les températures plus hautes. Chez le mâle, l'optimum, voisin de 37°, ne se voit pas, mais l'inclination de la courbe qui s'atténue le laisse deviner (fig. 9, courbes supérieures).

La durée de croissance diminue quand la température s'élève. Pour le mâle il y a un optimum entre 27° et 37°.

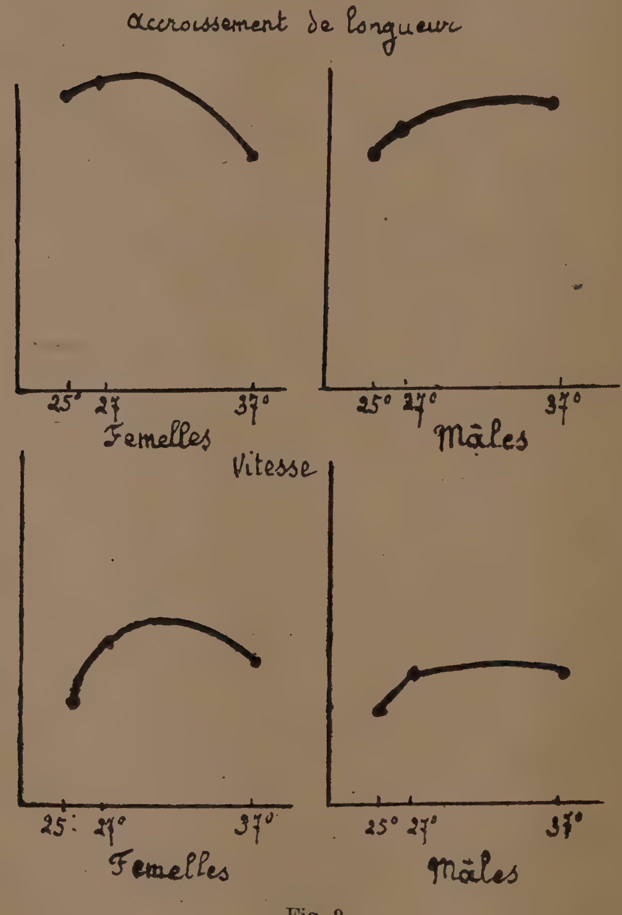


Fig. 9.

Enfin la vitesse de croissance chez les femelles augmente d'abord entre 25° et 27°, passe par un maximum puis redé-

croît (0,198 à 37°). Pour les mâles la croissance est continue de 25° à 37° mais s'atténue au voisinage de cette dernière température (fig. 9, courbes inférieures).

Przibram a calculé les coefficients de température relatifs à la durée du développement de la larve et à la durée de maturation de l'œuf. Pour le premier il trouve :

MALES :

Entre 24°5 et 27°5. . . .	4,3
Entre 27°5 et 36°5. . .	1

FEMELLES :

Entre 24°5 et 27°5. . .	5,0
Entre 27°5 et 36°5. . .	1,2

Le coefficient de température diminue d'une façon très marquée au delà de 27°.

Coefficient thermique de la durée de maturation de l'œuf. — Il a pour valeur, calculé entre 25° et 30° : $Q_{10} = \left(\frac{63}{35}\right)^2 = 3{,}24$.

La validité de la loi ou plutôt de la *règle* de Van' t Hoff, appliquée à la croissance des animaux ou aux fonctions physiologiques, a récemment été contestée par *August Krogh*.

La vitesse du développement embryonnaire des Amphibiens, Poissons, Insectes, Echinodermes, en fonction de la température, ne peut nullement, d'après lui, être exprimée par la formule :

$$v_{t+10} = v_t \times Q_{10}$$

qui traduit la règle de Van' t Hoff ; c'est une relation algébrique linéaire de la forme :

$$v_{t+10} = v_t + 10\,K_1 = v_t + K_{10}$$

« sur un intervalle de température qui correspond, approximativement, à celui où peut s'effectuer le développement nor-

mal. La courbe représentant la relation est, par conséquent, une ligne droite ».

Dans un autre mémoire, Krogh affirme de nouveau que la relation entre la température et la vitesse du développement ne put être exprimée par la formule de Van' t Hoff : « mais entre 18°5 et 28° la relation est algébrique et la courbe qui la représente est une ligne droite.

« Au delà de ces limites, la courbe n'est pas rectiligne, mais s'infléchit vers le haut aux basses températures et vers le bas aux températures élevées ». Le dégagement de CO^2 suit, lui aussi, une loi linéaire. Il est aisé de voir, par la fin de la citation, ce qui est cause de l'erreur de Krogh : il ne considère le phénomène que dans une zone thermique très étroite, entre 18° et 28° environ, dans ce qu'il appelle la région de « développement normal ». Or, entre ces limites, qui comprennent la région moyenne de la courbe totale, celle-ci, comme on le verra au cours de cet ouvrage, a un point d'inflexion. Un arc de courbe de peu d'étendue, pris sur cette portion de la branche ascendante, est donc très voisin d'un segment de droite et peut être confondu avec lui. Krogh lui-même s'aperçoit de l'incurvation de cette prétendue droite dans deux sens opposés, au delà des limites choisies par lui, ce qui ruine sa théorie.

Snyder, dans sa réfutation, indique d'abord quelques précautions qui doivent être prises dans les expériences. Pour construire une courbe, il faut, d'autre part, avoir opéré sur une grande échelle thermique. Dans une série d'expériences qu'il a faites sur des cœurs de Chiens et de Chats, le coefficient thermique est compris entre 2 et 3 et la loi est logarithmique. Le coefficient devient seulement plus grand que 3 aux basses températures. En comparant entre elles : une courbe réelle prise avec un cœur de chat, une droite aboutissant aux mêmes extrémités, et des arcs de circonférence, on voit que la courbe réelle est comprise entre deux arcs de circonférence. En aucun cas elle n'est superposable à une droite.

Snyder donne ensuite les résultats de deux expériences, très bien faites et de longue durée, sur la vitesse des battements d'un cœur isolé de chien et d'un cœur de chat, à différentes

températures. — (Les données numériques relatives à ces expériences et les courbes qui les traduisent sont rapportées au chapitre V, p. 149 à 151). — Il inscrit ensuite, dans une colonne, en regard des valeurs observées, les valeurs calculées par la formule qui traduit la *règle* de Van' t Hoff :

$$\log_{10} K = a + b\theta.$$

Les valeurs calculées et observées concordent d'une façon satisfaisante. Les écarts sont compatibles avec le degré de précision qu'on peut attendre d'une représentation théorique de phénomènes aussi complexes. Snyder conclut des expériences précédentes que « la vitesse du rythme du cœur à l'état de survie du Chien et du Chat, est une fonction logarithmique et non une fonction linéaire de la température et que le coefficient thermique, pour des différences de 10°, demeure compris entre 2 et 3. »

IV. — Théories de l'optimum.

Les savants dont on a étudié jusqu'à présent, dans ce chapitre, les recherches et la façon de concevoir le mécanisme des faits, ne se sont pas préoccupés de l'optimum — à l'exception de Przibram et peut-être de Hertwig.

Leurs expériences, d'ailleurs, ne s'étendaient que sur une région thermique qui ne dépassait pas le point « *cardinal* » où la variation de vitesse subit une inversion.

Il reste à parler, maintenant, de quelques auteurs qui ont envisagé le phénomène dans toute son étendue, depuis sa naissance jusqu'à sa mort, pourrait-on dire, et qui, frappés par l'existence d'un point optimum, au delà duquel le phénomène s'inversait, ont cherché à donner de ce fait une explication.

1° *Théorie de H. Winterstein*

Winterstein démontre d'abord, à l'aide d'expériences sur les Grenouilles, que l'*excitabilité* des centres nerveux augmente avec la température. A partir de 32° cette hyperexcitabilité

s'accompagne d'agitation (sauts en tous sens), de secousses, d'un tétanos véritable. Puis, survient la paralysie et, si l'action de la chaleur continue, la mort.

A quoi est due cette paralysie ? Elle est due, d'après Winterstein, à un épuisement total des matières susceptibles de désintégration sous l'action de la chaleur, par avance de la désassimilation sur l'assimilation.

« Il ne faut pas chercher la cause (de l'action paralysante des hautes températures), dit-il, uniquement dans l'accroissement de la désassimilation, mais aussi dans une influence directe, exercée par la chaleur sur l'assimilation. Elle empêche l'autorégulation normale des échanges. »

L'explication d'un optimum de température va, dès lors, dériver directement de la théorie précédente. Que l'on désigne par D la désassimilation et par A l'assimilation. L'optimum va se trouver à la température θ où D et A auront la plus grande valeur possible capable de rendre le rapport $\frac{A}{D} = B$ (biotonus) égal à 1, c'est-à-dire où D produira le déploiement d'activité le plus grand possible compatible avec la condition que l'assimilation puisse compenser exactement les pertes produites par la désintégration. Au delà de cette température critique, la désassimilation continuant à croître plus vite que l'assimilation, l'équilibre physio-énergétique est rompu et l'épuisement (surtout celui de la réserve d'oxygène) se manifeste.

L'interprétation de Winterstein est assurément ingénieuse et fort plausible. Pourtant, elle n'est pas la seule possible et ne s'impose pas nécessairement. Ainsi, toutes les expériences de l'auteur se peuvent expliquer par la perte d'oxygène qu'éprouverait la substance des centres nerveux sous l'action seule de la chaleur — et non par épuisement fonctionnel. — L'expérience suivante, par exemple, a été faite par Winterstein. Il maintient, dans un calorimètre, à 30°, une Grenouille pendant 1 h. 1/2. Elle semble paralysée ; elle est incapable d'aucun mouvement. Il la porte ensuite dans une atmosphère d'Azote à la température ordinaire. La Grenouille reste inerte. Placée ensuite dans un atmosphère d'Oxygène elle se rétablit ; ses

fonctions reprennent. Winterstein considère cette expérience comme décisive en faveur de son interprétation. Mais on peut aussi bien l'expliquer ainsi : pendant le séjour de l'animal dans le calorimètre, à 30°, les albuminoïdes des centres nerveux ont pu, sinon se coaguler, ce qui serait irréparable, du moins perdre, dans ces conditions de température, des propriétés, ce qui ne leur permet plus de retenir l'oxygène. La Grenouille placée ensuite dans une atmosphère d'Azote, ses centres nerveux ne peuvent plus se recharger d'oxygène. Portée ensuite à l'air libre, le sang et les centres nerveux se chargent à nouveau d'oxygène et le fonctionnement reprend peu à peu. Y a-t-il eu épuisement par fonctionnement ? Pas du tout. C'est la température qui a fait perdre aux albuminoïdes des centres nerveux leur oxygène.

2° *Théorie de Duclaux*

Emile Duclaux, dans le tome II de son *Traité de Microbiologie*, a proposé une théorie de l'action de la chaleur sur les réactions qui se produisent avec le concours d'une diastase. Ces réactions présentent en général (toujours ?) un maximum de vitesse pour une température optima Θ. La théorie de Duclaux a été ensuite adoptée par plusieurs biologistes. Ils ont estimé qu'elle pouvait être étendue, telle quelle, aux êtres vivants et directement utilisée pour expliquer un optimum de température des fonctions.

E. Duclaux constate d'abord que les réactions diastasiques varient d'activité avec la température, et qu'il existe une température pour laquelle la vitesse de réaction est maxima. Au delà, cette vitesse diminue. Quelle est la cause de ce phénomène ? Pour procéder avec méthode, Duclaux aborde, tour à tour, chacun des problèmes suivants : 1° action de la chaleur sur le ferment seul ; 2° action de la chaleur sur la substance soumise à l'action du ferment ; 3° action de la chaleur sur le mélange du ferment et de la matière transformable.

A) *Action de la chaleur sur le ferment seul.*

La chaleur, à un degré assez élevé, et pour une durée d'action

suffisante, détruit, au moins partiellement, les ferments. Maintenues au-dessous de ces températures nocives, les diastases se conservent intactes.

La notion de *temps* dans ces phénomènes — comme dans tous probablement — joue un rôle important. A mesure que la température s'élève, le temps nécessaire pour qu'une fraction déterminée de la quantité initiale de diastase soit détruite, diminue. Pour le prouver, Duclaux cite les expériences de Miquel sur l'uréase.

« En résumé, termine Duclaux, lorsqu'elles sont chauffées *seules*, les diastases se détruisent par la chaleur à des températures variables, *parfois inférieures à celles de leur maximum d'action*, comme pour l'uréase, tantôt égales, ou à peu près, comme pour la sucrase, tantôt notablement supérieures comme pour l'amylase ».

Il n'y a donc aucune relation étroite entre la température mortelle pour la diastase et sa température optima d'action. La résistance dépend à la fois de la diastase et du milieu.

B) *Action de la chaleur sur la substance soumise à la diastase.*

La chaleur agit surtout sur les substances coagulables et décoagulables. Avec l'albumine, la fibrine.... par exemple, la chaleur, agissant préalablement sur ces substances seules, a pour effet d'entraver ou d'aider l'action de la pepsine ou de la trypsine.

Duclaux étudie spécialement l'action de la chaleur sur le lait et sur l'amidon. Ainsi, le lait bouilli, ou chauffé au-dessus de 70°, par suite de la floculisation que subit la caséine, devient de moins en moins coagulable. 5 minutes de chauffage à 80° augmentent de moitié la durée de la coagulation et à 100° la doublent. La chaleur peut donc modifier beaucoup la substance sur laquelle on fera ensuite agir la diastase.

C) *Action de la chaleur sur le mélange du ferment et de la substance transformable.*

Duclaux présente alors d'une façon bien simple l'explication du maximum d'intensité des réactions diastasiques à une température dite température optima.

Si l'on augmentait la température seule, en maintenant constante la quantité du ferment, la vitesse de la réaction irait en augmentant sans cesse.

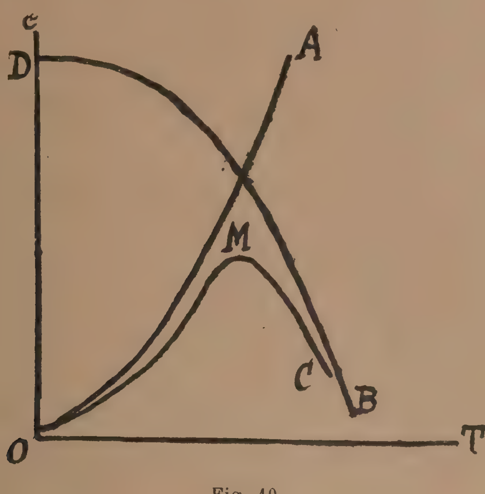


Fig. 10.

Elle serait représentée par la courbe OA (fig. 10) — les températures étant prises pour abscisses. — Mais, d'autre part, l'élévation de la température produit, à partir d'un certain moment, une destruction du ferment de plus en plus complète. Si l'on représente par OD la quantité initiale du ferment, la quantité qui reste est figurée, en fonction de la température par la courbe DB.

Les courbes A et B se coupent. L'effet total, produit sur le mélange du ferment et de la substance chimique qui se transforme, est la résultante de ces deux actions opposées, l'une qui tend à accélérer la réaction, l'autre à la retarder par destruction du ferment catalyseur. « La superposition des deux actions se traduira, ainsi qu'il est facile de le comprendre, par une coupure de l'extrémité de la courbe A et la production d'une courbe résultante OMC, avec un maximum M, tel que celui que révèle l'expérience. »

Ce maximum n'est pas fixé, car les deux courbes A et B varient indépendamment l'une de l'autre suivant la réaction,

acide, neutre, ou basique du solvant, la concentration... etc.

Cette explication d'un optimum de température pour l'action des diastases a été adoptée et reproduite par beaucoup de savants, en particulier par Cohen.

Critique

Il y a lieu de discuter les explications du phénomène de l'optimum qui se rattachent à la précédente théorie de Duclaux à un double point de vue : 1° critique de la théorie de Duclaux ; 2° critique de l'extension de cette théorie, supposée exacte, aux être vivants.

A) *Critique de la théorie de Duclaux*

On admet généralement, aujourd'hui, que les ferments ou diastases agissent comme *catalyseurs*, c'est-à-dire en accélérant des réactions chimiques qui se produiraient déjà sans eux, mais beaucoup plus lentement — ou même qui sont suspendues, arrêtées à l'état de faux équilibre, par des frottements internes. « L'agent catalytique, dit Cohen, ne produit pas une action chimique qui, sans lui, ne pourrait absolument pas avoir lieu ; le catalyseur modifie la vitesse de la réaction qui se produit déjà sans lui, mais beaucoup plus lentement. » Par suite, une réaction qui s'opère avec le concours d'une diastase doit continuer à se produire lorsque celle-ci subit une destruction plus ou moins complète. Elle le doit d'autant plus que l'élévation de température qui détruit la diastase, et ralentit ainsi *indirectement* la réaction, à un effet *direct* sur celle-ci, et tend à l'accélérer conformément à la loi de Van' t Hoff. On pourrait tout au plus constater, à partir d'un certain degré calorifique, un ralentissement de la transformation, autrement dit un fléchissement de la courbe, bientôt suivi d'un relèvement de celle-ci pour les températures plus élevées. Jamais, en tout cas, la courbe de vitesse de réaction ne devrait tomber à zéro et y demeurer indéfiniment pour des températures de plus en plus hautes : la courbe finirait toujours par remonter. Or ceci est contraire aux faits.

En résumé, d'après la théorie de Duclaux et la conception

actuelle du mode d'action des diastases, la courbe du phénomène n'aurait pas la forme indiquée :

1° Elle ne devrait pas partir de zéro (ou du même point que la réaction sans catalyseur), pour une température à laquelle la diastase est encore intacte, mais d'un niveau déjà élevé.

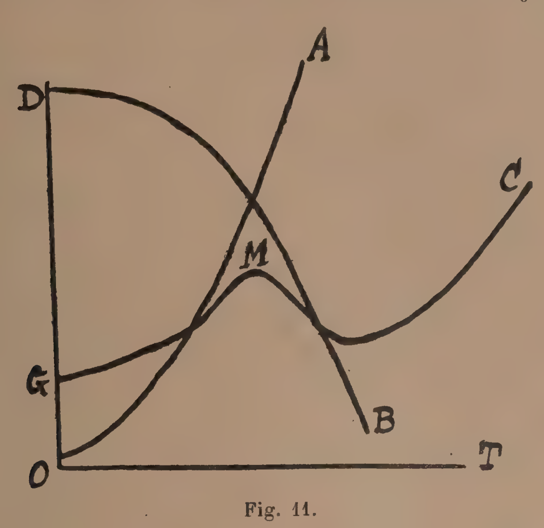


Fig. 11.

2° Après s'être élevée, elle fléchirait sans doute quelque temps ;

3° Mais elle devrait se relever ensuite de plus en plus aux températures supérieures et ne jamais tomber à zéro. La courbe aurait la forme de la figure (GMC) qui ne ressemble pas à la courbe expérimentale (1).

On verra au contraire plus loin, que la théorie de la transformation des colloïdes par la chaleur rend bien compte de l'arrêt total des réactions chimico-physiologiques au delà d'une certaine température.

B) *Critique de l'extension de la théorie de Duclaux aux êtres vivants.*

La théorie de Duclaux, fut-elle incontestable et capable

(1) La forme exacte de la courbe résultante dépend en réalité : 1° de la loi d'action du ferment d'après sa masse ; 2° de la vitesse de destruction du ferment en fonction de la température ; 3° de la loi d'accélération de la rédaction par la chaleur seule.

d'expliquer rigoureusement les phénomènes *in vitro*, qu'elle ne saurait être étendue aux organismes vivants. En effet, si, *in vitro*, le ferment catalyseur, par suite de sa destruction, diminue sans cesse en quantité, il n'en est plus de même dans un être vivant. L'organisme rétablit le taux primitif en sécrétant constamment de nouvelles quantités de ferment. Il le fait d'autant plus activement que la température est plus élevée et que le défaut de diastase se fait plus sentir. Il y a une autorégulation réflexe.

Enfin, les organismes vivants tombent à l'état de rigidité thermique et meurent à des températures bien plus basses que celles qui sont nécessaires pour produire une destruction appréciable des ferments. Ainsi, des Grenouilles sont paralysées et tuées par la chaleur vers 35° (Winterstein) ; les Ecrevisses vers 28° ; les Vers de terre à 32° ou 34° suivant les espèces, tandis que la plupart des diastases ne commencent à subir la destruction qu'au delà de 46° ou 47°. Encore sont-ce les plus fragiles et les expériences ont-elles été faites avec des solutions aqueuses. Un grand nombre de diastases sont beaucoup plus stables, et la vitesse des réactions auxquelles elles sont mêlées suivent, jusqu'à une température élevée, la loi logarithmique (Duclaux). Enfin la diastase ne se comporte pas de la même façon dans l'eau pure où elle est chauffée que dans la substance qu'elle doit transformer. Dans ce dernier cas, elle se détruit à une température plus élevée et dans un intervalle thermique plus restreint.

Jacques Lœb est un de ceux qui ont étendu aux êtres vivants l'explication de l'optimum proposée, pour les réactions diastasiques, par Duclaux. Après avoir constaté que dans les expériences de Clausen, au delà de 40°, une nouvelle augmentation de température produit une diminution de la vitesse de la réaction, il poursuit ainsi : « La raison en est sans doute, qu'entre 30° et 40°, les ferments ou catalyseurs se détruisent eux-mêmes (par hydrolyse ?) et que cette destruction suit la loi d'accélération des vitesses de réaction avec la température. Tammann l'a montré directement pour un ferment : l'émulsine. » Il a bien songé un instant à faire intervenir un

changement d'état physique des colloïdes, mais il a bientôt abandonné cette voie parce que le coefficient de température — calculé par lui entre 5° et 20° — a été trouvé égal à 3 environ (*Dynamique des phénom. de la vie,* trad. franç., p. 198).

3° *Théories de Blackmann, de Jost et de Kanitz*

Blackmann a proposé une interprétation très originale des faits. D'après lui, l'optimum est une illusion : il n'existe pas en tant que phénomène primaire. Cette notion est due à une compréhension inexacte des faits déformés par des perturbations accessoires.

Blackmann fonde sa théorie sur les expériences de Miss Matthaei, qui a mesuré, avec beaucoup d'exactitude, l'assimilation de l'acide carbonique, à différentes températures, par les feuilles de Laurier-cerise. A une même température, la quantité de CO^2 assimilée — compte tenu de celle perdue par la respiration — varie avec le temps. Voici un exemple des nombres obtenus par Miss Matthaei dans ses expériences :

Temps (en heures), compté depuis le commencement de l'expérience, à la température indiquée	Température (C)		
	30°,5	37°,5	40°,5
—	—	—	—
1 h. 1/2-2 h. 1/2 . . .	157	237	147
2 h. 1/2-3 h. 1/2 . . .	140	176	108
3 h. 1/2-4 h. 1/2 . . .	129	139	98
4 h. 1/2-5 h. 1/2 . . .	120	109	48

Blackmann rappelle d'abord la règle de Van' t Hoff. Elle représente assez bien les faits jusqu'à 25°. Mais que devient la valeur de l'assimilation aux hautes températures ? Les valeurs trouvées s'écartent de plus en plus de la valeur théorique qu'indique la règle de Van' t Hoff. Au delà d'une certaine température, appelée *optimum,* elle diminue même rapidement. Bien plus : à ces hautes températures la valeur de l'assimilation ne demeure pas fixe. Elle varie avec le temps : elle va sans cesse en diminuant. Plus la température est élevée, plus elle décroît rapidement.

Voici les lois que donne Blackmann :

1° Aux hautes températures (30° C. et au-dessus, pour le Laurier-cerise), la vitesse initiale de l'assimilation ne peut être maintenue, mais tombe régulièrement ;

2° Plus la température est élevée, plus la vitesse de chute est rapide ;

3° A n'importe quelle température, la chute est plus rapide au début ; elle devient plus lente par la suite.

Quelle est la cause de ce fléchissement de l'activité de la fonction ? Pour Blackmann, il est dû à des lésions produites par la chaleur aux températures élevées : celles-ci endommagent la plante.

Le dommage dépend de la durée du séjour.

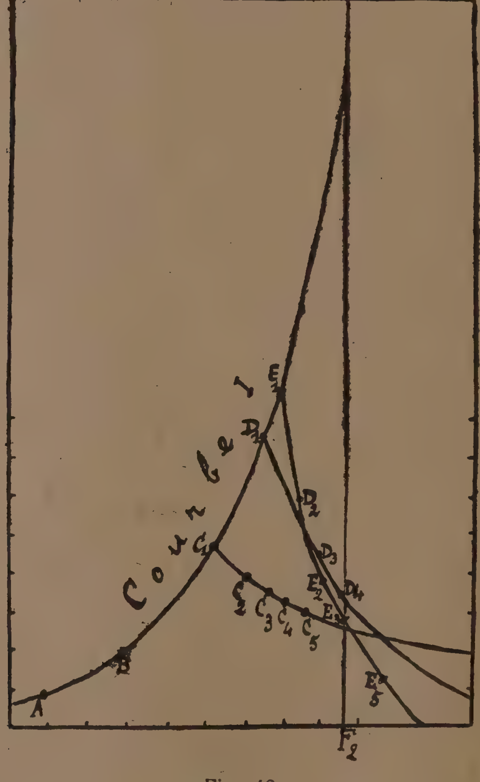


Fig. 12.

S'il en est ainsi, si l'abaissement de la courbe du phénomène est dû aux effets nocifs des températures élevées, se dit

Blackmann, à son début, le phénomène doit avoir l'intensité indiquée par la règle de Van' t Hoff.

Blackmann construit alors deux espèces de courbes :

1° La courbe théorique que fournit la règle de Van' t Hoff (courbe I, fig. 12). Pour l'obtenir, on calcule le coefficient de température Q_{10} correspondant à deux températures où la règle de Van' t Hoff est applicable et où l'intensité du phénomène — selon Blackmann — ne varie pas avec le temps. Les températures choisies sont : 9° et 19°. On trouve, pour valeur de Q_{10} : 2, 1. On construit alors la courbe telle que, pour chaque augmentation de température de 10°, l'ordonnée soit multipliée par 2,1. L'équation de la courbe est :

$$y_t = y_{t_0} \times (2,1)^{\frac{\theta - \theta_0}{10}} ;$$

2° Les courbes C, D, E, ..., contenant, *chacune*, les valeurs *réelles* de l'assimilation à une même température : 30°5 (courbe C) ; 37°5 (courbe D) ; 40°5 (courbe E), au bout de 1 h. 1/2, 2 h. 1/2, 3 h. 1/2, 4 h. 1/2. On a ainsi les points C_2, C_3, C_4 ; D_2, D_3, D_4, ..., etc.

On peut porter les courbes ainsi obtenues sur la même figure que la courbe fictive I, à condition de considérer les abscisses comme représentant, non plus des températures, mais des temps. L'intervalle correspondant à 5° de température est pris, par convention, pour représenter 2 heures. Si maintenant on prolonge en arrière chacune des courbes C, D, E, .., en leur conservant leur aspect général, et qu'on prenne sur elles les points C_1, D_1, E_1... correspondant au début du phénomène, c'est-à-dire à une durée de séjour presque nulle à la température considérée, ils tombent à peu près sur la courbe théorique de Van' t Hoff (courbe I), et coïncident presque avec les points C', D', E' de cette courbe relatifs aux mêmes températures : 35°5 ; 37°5 ; 40°5.

La courbe I, qui traduit géométriquement la règle de Van' t Hoff, exprime, selon Blackmann, la *relation primaire* entre l'intensité du phénomène envisagé (ici l'assimilation carbonique) et la température. Les autres courbes expriment

des phénomènes dérivés : l'endommagement de la plante causé par les températures trop élevées.

Voyons maintenant ce que devient la notion d'*optimum*.

Puisque la valeur de l'assimilation, aux hautes températures, varie avec le temps d'exposition, et diminue d'autant plus vite que la température est plus élevée, la position du maximum de la courbe, et celle de l'optimum correspondant, vont dépendre, eux aussi, du temps écoulé jusqu'à l'instant où l'on fait la mesure. Et en effet, si l'on construit la courbe réelle qui figure l'assimilation à diverses températures, pendant la première heure et demie, puis celle qui représente l'assimilation durant l'heure suivante (entre 1 h. 1/2 et 2 h. 1/2 de séjour), etc., on obtient des lignes qui présentent toutes un sommet, auquel, comme abscisse, correspond une température optima. On constate : 1° que le sommet de ces diverses courbes : 1, 2, 3, 4, s'abaisse à mesure qu'augmente le temps écoulé.

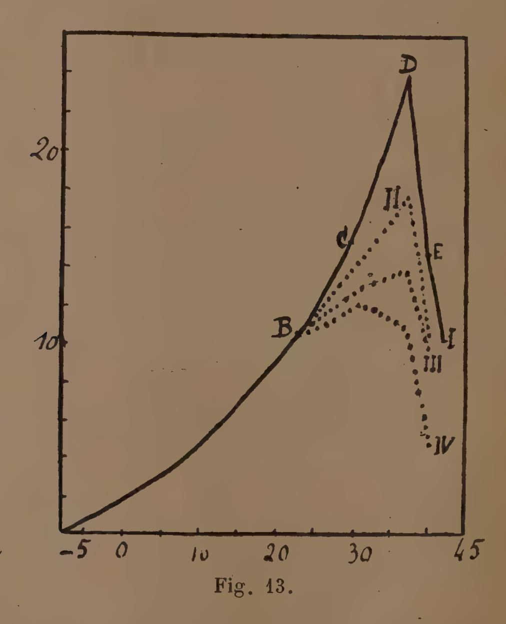


Fig. 13.

2° Que l'optimum de température correspondant aux divers sommets se déplace aussi, et recule de plus en plus vers les basses températures (fig. 13).

Ainsi, la courbe $BC_2D_2E_2$, correspondant à la première heure et demie, a pour optimum de température 37°5, et l'ordonnée du sommet a pour valeur 237 (par heure). La courbe qui représente l'assimilation par heure, à diverses températures, dans le laps de temps compris entre 3 h. 1/2 et 4 h. 1/2 de séjour, a pour optimum 30°,5, et l'ordonnée du sommet est tombée à 120.

Il y a donc indétermination de la position de l'optimum, tout au moins si l'on ne fixe pas le temps, et choix arbitraire de celui-ci, si l'on veut le fixer.

En prenant une durée très courte, par exemple un quart d'heure, on serait si près des températures limites répondant à la courbe primaire, que l'on pourrait conclure qu'il n'y a pas d'optimum du tout.

C'est ce qui est arrivé pour la respiration : plusieurs auteurs ont nié, pour cette fonction, l'existence d'un optimum thermique.

Comment donc pourra-t-on définir l'optimum ? Deux définitions peuvent être retenues :

1re définition : L'optimum est la plus haute température qui puisse être supportée d'UNE FAÇON PERMANENTE *sans déprimer la fonction.*

2e définition : L'optimum est caractérisé par ce fait, qu'une exposition à une température plus élevée, produit un ralentissement de la fonction, celle-ci reprenant sa plus haute valeur quand on ramène la température au degré optimum.

Dans ce cas, il faudrait s'assurer que le temps d'exposition aux températures surpassant l'optimum n'est pas trop considérable pour empêcher le rétablissement parfait de la fonction.

Facteurs-limitants.

Blackmann a enfin introduit l'idée de *facteurs-limitants* et montré, sur plusieurs exemples, le rôle important qu'ils jouent, le plus souvent à l'insu de l'expérimentateur. Leur méconnaissance a conduit à des conclusions erronées.

Un phénomène biologique ne dépend pas seulement de l'*intensité de l'agent* physique ou chimique dont on étudie l'action sur lui, et du *temps* pendant lequel il est soumis à cette action. Sa grandeur est encore influencée par d'autres modes d'énergie, parfois nombreux, même si l'on s'efforce de maintenir ceux-ci constants et si l'on y parvient.

Un des facteurs physiques ou chimiques constituant les conditions invariables de l'expérience, peut, s'il n'a pas une valeur suffisante, arrêter le développement du phénomène.

On dit que ce facteur joue le rôle de facteur-limitant. Blackmann pose l'axiome suivant : « Quand la vitesse d'un processus est conditionnée par plusieurs facteurs distincts, la vitesse de ce processus est limitée par l'allure du plus lent de ces facteurs ».

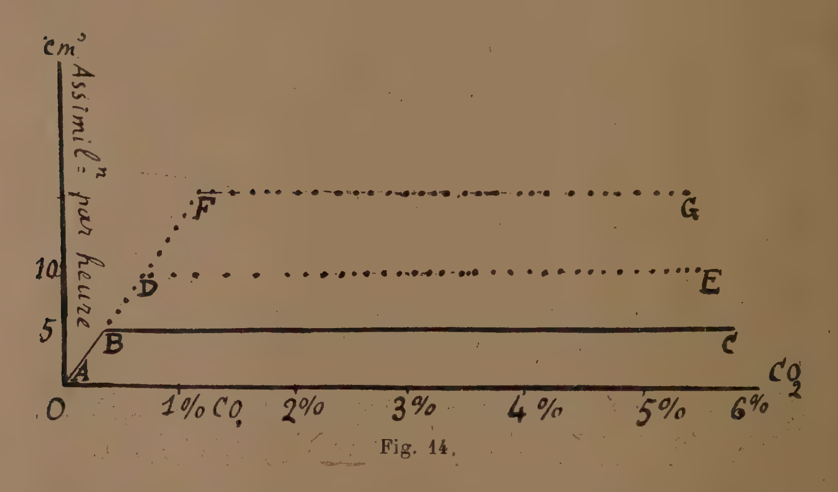


Fig. 14.

Reinke, par exemple, en 1883, trouva, expérimentalement, que l'assimilation de l'*Elodea* (mesurée par le bourgeonnement) croît avec l'intensité lumineuse, puis, brusquement, à partir d'une certaine valeur de celle-ci, demeure invariable, quoiqu'on augmente l'intensité (fig. 14 : BC). L'allure singulière de ce phénomène a été expliquée par Pfeffer et par Pantanelli. Ce dernier a démontré l'exactitude de l'interprétation de Pfeffer et de lui-même. C'est l'arrivée insuffisante d'acide carbonique aux chloroplastes, dans les expériences de Reinke, qui ne per-

met pas à ceux-ci de déployer une activité assimilatrice plus forte, quoiqu'on augmente l'éclairement.

Pantanelli a montré que, si la quantité de CO^2 en dissolution dans l'eau est de 10 0/0, l'assimilation de l'Elodea augmente, quand on fait croître l'intensité lumineuse jusqu'à un quart d'unité solaire. Puis elle reste fixe ensuite. Mais si l'on porte à 20 0/0 la quantité de CO^2 dissoute dans l'eau, l'assimilation continue à croître avec l'éclairement ; l'optimum (ou plutôt la hauteur du plateau) répond à une intensité lumineuse 16 fois plus forte : 4 unités solaires. Le facteur connexe : concentration de CO^2 a donc limité l'action de l'agent physique dont on étudiait les effets : l'intensité lumineuse.

Un second exemple est fourni par les expériences de Kriesler. Dans ses expériences sur *Rubus* (la Ronce), ce savant vit l'assimilation de la plante croître en même temps que la température, jusqu'à 15°. A partir de là, elle se maintint constante jusqu'à 30° et plus. La courbe du phénomène ressemble donc à celle de la figure 14. Miss Matthaei indique que c'est l'intensité lumineuse qui est ici intervenue comme facteur limitant. Trop faible, elle ne permettait pas à l'assimilation de CO^2 de prendre tout son développement aux températures supérieures à 15°.

Blackmann énonce le précepte suivant : « Quand la vitesse de la fonction montre, dans l'expérience, un passage soudain d'une augmentation rapide à une valeur stationnaire, c'est qu'un facteur limitant est entré en jeu ». La forme de la courbe est alors celle de la courbe A B C (fig. 14).

Si le facteur limitant n'intervient qu'au voisinage de l'optimum, alors le sommet de la courbe est coupé net. Deux facteurs quelconques, qui agissent sur un phénomène, peuvent intervenir tour à tour chacun, comme facteur limitant, quand on fait varier l'autre Par exemple, si une feuille est exposée à une lumière d'intensité déterminée et qu'on augmente graduellement la quantité de CO^2 que contient l'atmosphère ambiant, l'assimilation ira d'abord en croissant, jusqu'à une certaine valeur, par exemple 5 cc. de CO^2 par heure, puis s'arrêtera à ce taux quand on augmentera l'acide carbonique. La lumière

a été facteur limitant. Si ensuite, on maintient fixe le taux d'acide carbonique dans l'air ambiant, et qu'on augmente l'intensité lumineuse, l'assimilation augmente d'abord, puis reste à une valeur fixe. C'est l'acide carbonique, à son tour, qui a joué le rôle de facteur limitant.

Si l'on augmente indéfiniment l'intensité de l'agent physique ou chimique que l'on fait varier, il finit par atteindre la vitalité même de l'être vivant, et l'on verra les fonctions de celui-ci décliner, à partir d'un certain moment.

Pour ne pas intervenir comme facteurs limitants, les agents connexes doivent être en excès.

Blackmann cite, pour l'assimilation chlorophyllienne, cinq facteurs principaux :

1° La quantité de CO^2 disponible ;
2° La quantité d'eau ;
3° L'intensité de l'énergie radiante ;
4° La quantité de chlorophylle présente ;
5° La température.

Dans la respiration, un facteur limitant important est la quantité de matière plastique oxydable.

Dans la croissance, les deux facteurs limites importants sont la température et la quantité d'eau.

Un exemple bien remarquable est fourni par les recherches faites sur le Bambou (*Bambusa*). Lock, qui a effectué ses expériences en 1904 à Ceylan, a trouvé que la croissance est déterminée par l'humidité de l'air et lui est proportionnelle. Shibita, au contraire, qui opérait au Japon (1900) estime qu'elle augmente proportionnellement à la température. Blackmann explique la différence des résultats trouvés de la façon suivante : A Ceylan, la température à l'époque des recherches de Lock, était extrêmement favorable à la croissance ; celle-ci était donc en quelque sorte réglée par l'arrivage d'eau, par l'humidité plus ou moins grande de l'air, jouant le rôle de facteur limitant. Inversement, au Japon, l'eau était toujours en surabondance et c'est la température qui était le facteur-limitant.

Enfin, Blackmann en dehors des agents qui interviennent

par la quantité de matière ou d'énergie qu'ils fournissent, signale l'importance des conditions « toniques », tels que les « stimuli chimiques » qui agissent en modifiant la vitesse des phénomènes. C'est ce qu'on appelle aujourd'hui les « agents catalytiques ».

Jost, d'une façon générale, adhère à la conception de Blackmann. Il lui adresse pourtant quelques critiques ; surtout, il s'efforce de préciser le mécanisme des effets nocifs accessoires produits par les hautes températures.

Après avoir rappelé, d'après Sachs, la généralité de la loi de l'optimum dans les fonctions de la vie, et indiqué la règle de Van' t Hoff, applicable aux réactions chimiques et physiologiques, il expose d'une façon très claire l'interprétation de Blackmann. Jost fait à la théorie de Blackmann quelques critiques :

1° D'abord, il observe que quelques-uns des points (D_2 par exemple) tombent en dehors de la courbe à laquelle ils devraient appartenir.

2° La courbe « primaire » n'a pas exactement la forme indiquée par Blackmann. Il a en effet construit cette courbe en supposant que le coefficient thermique Q_{10} conserve une valeur fixe (2,1 dans l'exemple choisi). Or, la valeur de ce coefficient varie au contraire avec la température. Calculé, par exemple, d'après les expériences de Miss Matthaei on lui trouve les valeurs suivantes :

Entre	0°-10°	10°-20°	20°-30°	30°-40°
Q_{10}	2,40	2,12	1,76	1,81

Vant' t Hoff avait déjà reconnu la diminution de la valeur du coefficient thermique à mesure que la température s'élève. Kanitz, cherchant à appliquer la loi de Van' t Hoff, avait reconnu qu'elle ne s'applique plus exactement au-dessus de 27° ; il avait cherché à expliquer les écarts en faisant intervenir la variation du coefficient de température ;

3° Enfin Jost reproche à Blackmann d'avoir fondé sa théorie sur trop peu de données expérimentales et relève les oscillations considérables de celles-ci à toute température.

Malgré cela, Jost adopte le fonds de l'explication de Blackmann.

En particulier, il attribue la diminution progressive des valeurs de l'assimilation au cours du temps, aux températures élevées, et le déplacement consécutif du sommet de la courbe, à des lésions que produisent, accessoirement, les hautes températures dans la plante.

Quel est le mécanisme intime de cette action nocive de la chaleur au-dessus d'un certain degré de température ? Jost, pour répondre à la question, a recours à des comparaisons et à des analogies. Dans ses expériences sur l'action de la lumière sur l'assimilation chlorophyllienne, Pantanelli a trouvé que, pour les fortes intensités lumineuses aussi, l'assimilation diminue à mesure que la durée d'exposition augmente. Pantanelli compare ce phénomène à la fatigue du muscle. Il trouve la similitude, entre les deux processus, frappante : si l'exposition est intermittente, le rétablissement se produit d'autant plus vite qu'elle a été plus courte et que la lumière a été plus faible. La cause de l'affaissement de la fonction chlorophyllienne avec le temps ne pouvant, selon Pantanelli, résider ni dans l'accumulation du CO^2, ni dans la destruction de la chlorophylle — qui ne permettrait pas le prompt rétablissement par le repos — il ne reste à en chercher la cause que dans la *fatigue* du protoplasma des chloroplastes. « Le plasma des chloroplastes, dit-il, travaille, se fatigue et se rétablit ; la chlorophylle reste par suite, dans la plupart des cas, tout à fait indifférente. »

Pour Jost le fléchissement du phénomène a une autre cause : il est dû à une destruction plus ou moins complète d'une enzyme.

Jost cite la théorie de Duclaux exposée à la page 105 et suiv. ; et il conclut : « on peut donc dire que les états de fatigue, dans l'assimilation du CO_2, observés, sont dus à la destruction d'une enzyme hypothétique. Le rétablissement serait dû à la réfection de cette enzyme hypothétique elle-même, par le protoplasma ». Le protoplasma, en effet, ne doit pas être laissé hors de compte, car il règle l'action et la production de l'enzyme.

A l'appui de sa manière de voir, Jost invoque les expérien-

ces de divers auteurs. D'abord celles de Chudiakoff et de Büchner sur les ferments eux-mêmes. Par exemple. Chudiakoff a fait plusieurs séries d'expériences sur la fermentation alcoolique produite par la levure de bière. Voici les résultats de l'une de ses expériences, où, en outre du sucre, le milieu de culture contenait encore de l'acétate d'ammoniaque et des cendres.

CO^2 dégagé par heure (en milligrammes)

Temps écoulé depuis le début du phénomène	Températures		
	25°	35°	40°
—	—	—	—
1 heure	17,4	26,5	**31,4**
2 heures	18,2	**25,4**	19,5
3 —	20,5	21,2	14,2
4 —	16,2	17,3	8,2
5 —	**14,2**	13,2	4,3
8 —	14,5	9,5	—
10 —	12,5	6,2	—
13 —	8,2	5,2	—
29 —	3,2	—	—

On voit la diminution de plus en plus rapide avec le temps à mesure que la température est plus élevée. « Le maximum de l'opération se trouve dans la première heure à 40°, dans la seconde à 35° et dans la cinquième à 25°. Mais la diminution (en particulier à 25°) ne se poursuit pas si régulièrement que l'on puisse chercher, comme Blackmann l'a fait pour l'assimilation, à construire, à partir de là, la courbe primaire.

Les mouvements protoplasmiques présentent, eux aussi, un optimum de température et une variation avec le temps. L'application des considérations de Blackmann paraît, à Jost, ici, de prime abord problématique, car il n'y a pas seulement des phénomènes chimiques en jeu. Ewart, en 1903, a fait quelques déterminations numériques sur *Nitella translucens*. Elles sont résumées dans le tableau suivant :

	Températures										
	25°	30°		40°				45°			
	heures	min.	min.	min.	min.	min.	min	min	min.	min.	min.
Durée de l'action.	24	5	20	5	20	35	50	1	6	21	41
Vitesse (en μ par seconde) . .	57	80	77	102	77	65	51	54	50	34	27

De ces données, on peut conclure que « l'influence de la température, même d'une température assez basse telle que 30°, produit [au cours du temps] une diminution de la vitesse des courants protoplasmiques, diminution qui, à haute température, se montre plus forte et plus rapide ».

La croissance, elle aussi, ne montre pas un point optimum invariable pour chaque cas. La nature, la quantité et la concentration des substances nutritives, exercent d'ailleurs ici une influence sur la position des points cardinaux. D'innombrables facteurs internes et externes sont en jeu, Jost introduit toute la théorie des facteurs limitants de Blackmann.

En résumé, pour Jost :

La courbe primaire n'a pas de point optimum. L'optimum est dû à des actions secondaires nocives. Il ne peut être constaté nettement, comme abscisse correspondant au sommet de la courbe du phénomène, que si tous les autres agents physiques ou chimiques externes ou internes ont une intensité suffisante pour ne pas intervenir comme facteurs limitants.

La durée d'exposition de l'être vivant aux hautes intensités, thermiques, lumineuses... etc., a une importance très grande. La grandeur du phénomène varie au cours du temps : elle diminue d'autant plus vite que cette intensité est plus forte.

Il s'ensuit, comme conséquence, un déplacement du sommet de la courbe et du point optimum correspondant, au cours du temps.

Jost propose d'appeler *Maximum* l'intensité pour laquelle la plus grande valeur du processus physiologique étudié est

atteint, d'une façon durable, et ultramaximum le point maximum actuel, variable avec le temps.

3° *Discussion de la théorie de Blackmann par Kanitz. Sa façon d'envisager le phénomène.*

Kanitz, dans un nouveau mémoire, paru en 1907 dans le *Biologisches Centralblatt*, critique d'une façon très approfondie, après l'avoir exposée, la théorie de Blackmann.

On peut exposer ainsi ses trois principales critiques :

A) Au lieu de prolonger graphiquement en arrière, en leur conservant approximativement leur allure générale, les courbes qui expriment, à chacune des températures élevées, 30°5 ; 37°5 ; 40°5, la décroissance de l'assimilation au cours du temps, puis de juger ensuite si, à l'instant zéro (début du phénomène), elles viennent aboutir au point correspondant de la courbe théorique « primaire » (courbe I), Kanitz calcule, de façon précise, la valeur réelle qu'aurait, d'après la loi de décroissance indiquée par les mesures, l'assimilation horaire à l'instant initial ($t = 0$).

La méthode de Kanitz est la suivante : Si l'on admet, avec Jost, que l'assimilation du CO^2 est due à la présence d'un ferment, et varie avec celui-ci, on peut, inversement, considérer que la quantité de CO^2 assimilée donne une mesure de la *quantité de ferment non détruite*.

Soient donc, c_1 et c_2 les quantités moyennes de CO^2 assimilées par heure, à deux heures consécutives, t_1 et t_2.

On a :

$$t_2 - t_1 = 1 \text{ heure.}$$

La loi des vitesses des réactions chimiques donne :

$$\log c_1 - \log c_2 = 0{,}434\,3\ \mathrm{K}\,(t_2 - t_1) \qquad (1).$$

En effet cette loi s'exprime par l'équation :

$$-\frac{dc}{dt} = \mathrm{K}c\ ;$$

d'où

$$\mathrm{Log}\, c = -\mathrm{K}t + h.$$

En faisant dans cette équation, successivement, $c = c_1$, $t = t_1$, puis $c = c_2$ et $t = t_2$, et retranchant membre à membre les deux équations, on a :

$$\text{Log}\, c_2 - \text{Log}\, c_1 = K(t_2 - t_1).$$

Si l'on veut passer enfin des logarithmes népériens (Log) aux logarithmes vulgaires (log) on doit poser :

$$\text{Log}\, c_1 = \frac{\log c_1}{0{,}4343} \qquad \text{Log}\, c_2 = \frac{\log c_2}{0{,}4343};$$

d'où

$$\log c_1 - \log c_2 = 0{,}4343\, K(t_2 - t_1).$$

Dans l'équation (1), K désigne la constante de vitesse de réaction. Elle représente donc ici *combien d'unités du ferment serait détruites par unité de temps* (heure), si, pendant ce temps, on maintenait artificiellement la quantité de ferment constante.

Kanitz calcule premièrement les valeurs de K, à différentes températures, en se servant des données utilisées par Blackmann (rapportées à la page 111). Il obtient pour K les valeurs suivantes :

	à 30°5	à 37°5	à 40°5
	0,115	0,30	0,31
	0,10	0,27	0,37
	0,09	0,26	—
moyennes : K =	0,10	0,28	0,35

Une fois les valeurs de K obtenues, Kanitz entreprend une seconde opération : à l'aide de l'équation (1), dans laquelle il substitue à c_2 la *première* détermination de la valeur de l'assimilation du CO_2, faite à chaque température élevée, il calcule la valeur c_1 de l'assimilation horaire, à une époque antérieure, déterminée par la valeur correspondante, $t_2 - t_1$, donnée au temps. Or, la première détermination (valeur de c_2) est relative à l'intervalle de temps compris entre 1 h. 1/2 et 2 h. 1/2 après le début de l'expérience, (c'est-à-dire correspond en moyenne à $t_2 = 2$ heures). Si donc on fait $t_2 - t_1 = 1$ h. 1/2, on obtiendra, pour c_1, la valeur de l'assimilation répondant au laps de

temps allant, depuis le début, jusqu'à la fin de la première heure. La valeur de K, qui a servi au calcul avait, à vrai dire, subi déjà une petite diminution. Pour corriger le résultat et obtenir la valeur horaire de l'assimilation dans les premiers instants du phénomène, Kanitz fait « un second calcul en substituant à $t_2 - t_1$, le nombre 2,5 et prend ensuite la moyenne des deux résultats ».

Le tableau ci contre donne les résultats obtenus par Kanitz (Kan. Mg CO_2), auxquels on peut comparer ceux que fournit la méthode de Blackmann, quand on prend pour valeur du coefficient thermique 2,1 (Bl. $Q_{10} = 2,1$) et 2,4 (Bl. $Q_{10} = 2,4$). Ce dernier est celui que fournissent les expériences de Miss Matthaei entre 0 et 15°.

	30°5	37°5	40°5
	—	—	—
Kan. Mg CO_2.	19,1	41,4	29,6
Bl. $Q_{10} = 2,1$.	**17,8**	**30,3**	**35,6**
Bl. $Q_{10} = 2,4$.	25,2	49,9	60,5

On voit, que sauf à 30°5 pour Bl. $Q_{10} = 2,1$, il n'y a, partout ailleurs, aucune concordance entre les valeurs calculées par Blackmann et par Kanitz.

2° On peut encore, dit Kanitz, calculer, à l'aide des valeurs trouvées ci-dessus pour K, le coefficient de température du phénomène de désactivation (destruction du ferment).

Entre 30°5 et 37°5 on trouve $Q_{10} = 4,1$

Entre 37,5 et 40°5 on trouve $Q_{10} = 2,1$.

Ici encore, aucune concordance.

3° Enfin Kanitz soulève une objection contre l'identification faite entre des processus qui ont lieu *in vitro* et ceux dont la plante est le siège.

Dans le premier cas, la paroi du récipient qui renferme les liquides en réaction, n'éprouve aucun changement du fait de l'élévation de la température. Il n'en est pas de même des vaisseaux qui contiennent ces liquides dans la plante. Ils peuvent être modifiés par les changements de température et influencer la réaction de diverses manières :

A) Ils peuvent, par sécrétion, ajouter des substances étran-

gères au contenu initial. Ces substances pourront intervenir, soit en entrant en combinaison avec les éléments de la réaction, soit en accélérant ou retardant, par leur seule présence, la vitesse de certaines réactions (catalyseurs).

B) La surface vasculaire peut influencer, d'une manière incontrôlable, les phénomènes (énergie de surface).

C) Les vaisseaux peuvent devenir perméables pour l'un quelconque des produits de la réaction, pour lequel ils étaient, auparavant, imperméables, ou inversement.

D) Ils peuvent se désagréger et permettre ainsi au contenu vasculaire de se mêler à d'autres systèmes de réactions.

Réfléchissant à la multiplicité des facteurs en jeu, Kanitz, trouve déjà fort étonnant que, pour une partie de la courbe, la règle de Van' t Hoff donne une représentation très approchée du phénomène. C'est la preuve que toutes les autres actions peuvent être considérées comme des perturbations secondaires, dont la résultante demeure très petite en face du phénomène chimique fondamental. Quant à la branche descendante de la courbe d'assimilation, elle lui paraît se soustraire totalement à nos considérations, au moins en tant qu'exprimable numériquement.

Critiques des théories précédentes

A la théorie de Blackmann — adoptée presque entièrement par Jost — je crois pouvoir opposer quelques critiques, suggérées par l'expérience que j'ai acquise du sujet, au cours de mes recherches.

1° L'abaissement des courbes isothermes avec le temps ne se produit pas seulement aux températures élevées, mais à toute température. La variable *temps* entre *toujours* en jeu (Jost a eu soupçon du fait).

Ce fléchissement de l'intensité du phénomène semble n'avoir d'ailleurs pas toujours la même cause. A haute température, il est dû surtout aux effets de l'échauffement ; à basse température à ceux (d'autre nature) du refroidissement ; aux températures moyennes, il semble produit par l'action prolongée de la lumière.

2° Blackmann rapporte cette décroissance de l'activité physiologique à des « effets nocifs » produits par les températures élevées. L'idée est acceptable, mais le terme est vague. Quelle est la nature profonde de ces effets nocifs ? Quels phénomènes recouvrent ces mots ?

3° Pantanelli parle de « *fatigue* » des chloroplastes. Jost explique cette fatigue par la destruction plus ou moins complète de certains ferments solubles aux températures élevées (35°, 37°, 40°). C'est en somme la théorie de Duclaux, qu'adoptent aussi Kanitz et sans doute Blackmann. Les objections adressées plus haut (page 108 et suiv.) à cette théorie, reprennent place ici.

Pour nous, comme on le verra dans ce livre, la cause profonde se trouve dans les modifications d'état physique qu'éprouvent les colloïdes du protoplasma sous l'action de la chaleur. (D'autres agents comme la lumière, le travail physiologique, produisent des effets semblables).

4° La séparation introduite par Blackmann entre les effets « *nocifs* » de la chaleur et ses effets « *chimiques* » est arbitraire. En réalité les uns et les autres ont besoin d'un certain temps pour s'accomplir. Les effets chimiques, pas plus que les effets physiques — causes de l'endommagement de la matière vivante — ne sont instantanés : ils se développent, comme eux, au cours du temps. Il est donc artificiel de mettre à part les effets nocifs et de les opposer aux phénomènes chimiques tenus pour « primaires ». Ils sont concomittants ; ils dérivent d'une même cause : l'élévation de la température. Ils se déroulent ensemble, et s'enchevêtrent l'un dans l'autre. Il faut donc les envisager simultanément. On les exprimera en une loi complexe comprenant deux termes au moins, dépendant de la température et influencés par le temps.

Jost, on l'a dit plus haut, rapproche le phénomène d'affaiblissement fonctionnel occasionné par les températures élevées, de la fatigue musculaire. Il ramène les deux faits à une destruction d'enzymes. Il fonde son rapprochement sur le rétablissement de l'assimilation normale quand on interrompt l'exposition de la plante à la chaleur ou à la lumière. Cette raison est insuffisante pour fonder l'hypothèse. L'examen

direct à l'ultramicroscope permet de constater des changements d'état physique du protoplasma. En outre, la courbe de fatigue musculaire et la courbe d'affaiblissement du phénomène, au cours du temps n'ont pas la même forme.

Kanitz a surtout insisté sur la multiplicité des facteurs en jeu et sur l'impossibilité de les séparer. On verra précisément, dans le cours de ce travail même, comment, en prolongeant suffisamment la durée et le nombre des expériences, on arrive à séparer les effets des plus importants d'entre eux.

Pour prendre les deux agents physiques prépondérants, la lumière et la chaleur, si l'on prolonge l'expérience à température constante pendant 24 heures sans interruption, on pourra dégager la part propre à la lumière et celle qui revient à la chaleur, puisque, pendant la nuit, l'action de la première est suspendue.

La branche descendante de la courbe du phénomène peut, comme la partie moyenne de la branche ascendante, être exprimée quantitativement avec une approximation satisfaisante, contrairement à l'opinion de Kanitz.

4° *Indications brèves sur la théorie de G. Matisse.*

J'ai essayé de conserver au phénomène son caractère de complexité foncière. Pour le saisir comme tel, je l'ai présenté comme la résultante de plusieurs phénomènes se développant simultanément dans le temps, sous la poussée de la même cause : la chaleur.

Si, par analyse, l'esprit a le droit de distinguer les composantes plus ou moins autonomes du donné complexe, il faut qu'il rétablisse ensuite l'allure réelle du processus, par reconstruction. C'est l'analyse qui est factice. Il est donc impropre d'attribuer à l'un des composants l'épithète de « primaire ».

Pour expliquer et représenter l'allure générale du phénomène, j'ai fait intervenir trois processus élémentaires.

1° L'action de la chaleur sur la vitesse des réactions. Au lieu toutefois d'exprimer cette influence par la *règle* empirique de Van' t Hoff, trop rigide, j'ai employé la *loi* de Van' t Hoff et Arrhénius. Cette loi, plus souple, donne un coefficient qui

varie avec la température : sa valeur s'abaisse lorsque celle-ci augmente :

2° J'ai cherché à traduire analytiquement le phénomène de transformation de la stucture physique des colloïdes du protoplasma par la chaleur, ou, plus exactement, la répercussion de cette modification sur l'intensité des réactions dynamogènes intraorganiques. Ceci introduit dans l'expression du phénomène total un terme :

$$m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta}\right),$$

où θ désigne la température à laquelle se trouve porté l'animal.

3° Enfin, aux deux processus précédents, s'en trouve associé un troisième, qui introduit le temps. Il s'agit de la *vitesse de réaction* d'une substance qui se détruit spontanément ou sous l'influence d'un catalyseur. On peut assimiler à un cas de ce genre une substance de réserve dynamogène, contenue dans les cellules musculaires ou nerveuses. La molécule d'une telle substance se détruit spontanément sous l'action d'une excitation centrale ou périphérique. La vitesse de transformation est donnée, à l'instant t, par la formule :

$$v = \mathrm{K}me^{-\mathrm{K}t}.$$

La marche du phénomène total résultant est représentée par la formule :

$$v = ae^{-\frac{\mathrm{A}}{\theta}}\left[m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)\right]e^{-\mathrm{K}t}.$$

où v représente la vitesse, θ la température et t le temps :

1° Si l'on laisse invariable le temps, et qu'on fasse varier la température, on obtient, pour valeurs de v en fonction de θ, une courbe à maximum qui a tous les caractères de la courbe expérimentale : montée lente, point d'inflexion sur la branche ascendante, sommet, descente brusque de la branche descendante. Cette dernière n'a pas de point d'inflexion et a sa convexité tournée vers le dehors (voir fig. 150, page 131).

2° Si on laisse fixe la température θ, et qu'on fasse varier le temps t, on obtient une courbe logarithmique décroissante, à

concavité tournée vers le haut, présentant l'aspect de la courbe fictive moyenne des expériences à température constante (fig. 153 et 154, page 438).

3° Si l'on fait varier à la fois la température et le temps, d'une façon indépendante, on obtient une surface :

$$v = f(\theta, t)$$

représentée par la figure 166 (page 452).

Tous les cas particuliers sont représentables par des courbes tracées sur cette surface.

Le phénomène réel, tel que le livrent les expériences de mesure, est plus compliqué que ne l'indique le schéma précédent. A température constante, par exemple, la courbe vraie des vitesses moyennes de reptation d'un Escargot, au cours d'une journée, est onduleuse. Elle serpente autour de la courbe théorique fictive.

Le phénomène vrai présente une série de fluctuations onduleuses superposées. On peut distinguer les rythmes suivants :

1° Chute lente et prolongée de l'intensité générale du phénomène, s'étendant sur plusieurs jours. Cette décroissance lente est due, sans doute, à l'accumulation des effets rémanents dus à la chaleur ou au froid et à la lumière.

2° Rythme nycthéméral, produit surtout par l'alternance de la lumière et de l'obscurité.

3° Rythme horaire ou plurihoraire résultant surtout des effets physiologiques de l'activité et du repos.

4° Onde d'activité momentanée : croissance progressive puis décroissance de la vitesse du processus au cours d'une même période ininterrompue d'activité.

En résumé, le phénomène global résulte de processus élémentaires non seulement chimiques, mais aussi physiques. Le plus important de ceux-ci est la multiplication et le grossissement des grains colloïdaux du protoplasma sous l'action de la chaleur. Cette modification d'état physique peut être constatée directement à l'ultramicroscope.

5° *Observations de Paul Bert, Rossbach, Mott, Halliburton et*

Brodie. sur les changements physiques opérés, par la chaleur, dans le protoplasma vivant.

Paul Bert a observé que des Anguilles transparentes, ou *Anguilles de montée,* placées dans l'eau à 28°, deviennent opaques et meurent, mais *sans coagulation,* dit-il. Il s'agit probablement d'un stade de précoagulation.

D'après Rossbach, chez les Infusoires, à une température inférieure à celle de la coagulation, il se produit une sorte de liquéfaction (verflüssigung) de la petite masse protoplasmique du corps.

Mott et Halliburton, ont constaté que les animaux meurent par paralysie respiratoire, à des températures inférieures à celles qui produisent la première coagulation vraie des albuminoïdes du tissu nerveux. Les premières coagulations ont lieu, chez la Grenouille, à 39°-40° ; chez les Mammifères, à 47°-49° ; chez les Oiseaux à 50°.

Enfin J. Lœb a montré par des expériences très frappantes que le système salin : $NaCl + KCl + CaCl^2$ accroît beaucoup la résistance des *Fundulus* aux températures élevées, et que cette action protectrice est d'autant plus forte que la concentration de la solution est plus forte, jusqu'à l'optimum $\frac{n}{4}$.

Des Fundulus, portés brusquement d'un bain à 10°-14° dans une cuve à 31°, meurent rapidement si la concentration de l'eau saline est inférieure à $\frac{m}{8}$.

Ils survivent si elle est de $\frac{m}{8}$ ou $\frac{m}{4}$. *sans immunisation préalable.*

Si l'on expose des Fundulus, quelques heures par jour (4 heures au plus par ex.), à des températures élevées : 17° à 35° puis 17° à 39°, et qu'on les laisse, le reste du temps, à la température normale : 11° à 14°, les effets de l'adaptation acquise chaque jour se cumulent. Finalement, le poisson peut supporter plusieurs heures 39°. *Chaque chauffage accroît l'immunité,* et le gain demeure acquis un à deux jours.

Des Fundulus immunisés contre une température de 35° conservent leur immunité 28 et même 33 jours.

CHAPITRE V

Résultats QUANTITATIFS des expériences sur l'activité musculaire et nerveuse, principalement sur la vitesse des battements du cœur.

Un certain nombre de physiologistes, parmi lesquels il faut mentionner surtout Ch. Snyder, ont déterminé, numériquement, la vitesse des battements du cœur d'animaux à sang chaud ou à sang froid, à diverses températures. A l'aide de ces données, ils ont ensuite calculé le coefficient de température du phénomène (pour 10°).

Dans ce chapitre, je rapporterai les principales données numériques fournies par les auteurs.

I. Formules pour calculer le coefficient de température Q_{10}.

On n'obtient pas toujours, par l'expérience, la mesure directe du coefficient de température Q_{10} pour une différence de 10°. On détermine, en général, les vitesses, K_{t_n} et K_{t_0}, du phénomène à deux températures t_0, et $t_n = t_0 + n$, distantes l'une de l'autre de n degrés centigrades, et l'on cherche, à l'aide du coefficient : $Q_{(t_0 + n)} = \frac{K_{t_n}}{K_{t_0}}$ ainsi obtenu, le coefficient Q_{10} relatif à un intervalle thermique de 10°.

1° Posons :

$$\frac{K_{t_0 + n}}{K_{t_0}} = \lambda.$$

Puisque, d'après la *règle* du coefficient de température, l'accroissement de la vitesse du phénomène se fait en progression géométrique (c'est-à-dire que l'on a $K_p = \mu . K_{p-1}$;

$K_{p-1} = \mu K_{p-2} \ldots$), pour un accroissement de 1°, le coefficient d'accroissement est la racine n^{me} du coefficient d'accroissement pour n degrés.

On a donc :

$$\frac{K_{t_0+1}}{K_{t_0}} = \lambda^{\left(\frac{1}{n}\right)}.$$

Pour 10 degrés d'augmentation, le coefficient est la puissance dixième du nombre précédent, c'est-à-dire $\lambda^{\left(\frac{10}{n}\right)}$.

En remplaçant λ par sa valeur : $\frac{K_{t_n}}{K_{t_0}}$, on trouve :

$$Q_{10} = \frac{K_{t_0+10}}{K_{t_0}} = \left(\frac{K_{t_n}}{K_{t_0}}\right)^{\frac{10}{n}} = \left(\frac{K_{t_n}}{K_{t_0}}\right)^{\left(\frac{10}{t_n - t_0}\right)}.$$

2° De cette expression de Q_{10} on peut déduire une formule employée par *Kanitz*.

Posons :

$$t_n = t_1 ; \; t_0 = t_2 \text{ et } \frac{K_{t_n}}{K_{t_0}} = \frac{K_1}{K_2} = \lambda.$$

On a :

$$Q_{10} = \lambda^{\frac{10}{t_1 - t_2}}$$

$\frac{10}{t_1 - t_2}$ est le logarithme de Q_{10} dans le système de base λ. Cherchons l'expression de Q_{10} dans le système des logarithmes de base 10. Prenons les log. décimaux des deux membres. On a :

$$\log_{10} Q_{10} = \frac{10}{t_1 - t_2} \log_{10} \lambda$$

$$= \frac{10 (\log_{10} K_1 - \log_{10} K_2)}{t_1 - t_2}.$$

Or, en remontant des log. aux nombres :

$$Q_{10} = 10^{\frac{10 (\log_{10} K_1 - \log_{10} K_2)}{t_1 - t_2}}$$

3° Enfin l'expression :

$$\log_{10}\frac{K_2}{K_1}=\frac{\mu}{2}\left(\frac{\theta_2-\theta_1}{\theta_2\theta_1}\right)$$

est souvent employée par Swante Arrhénius. On la déduit immédiatement de la formule de la *loi* de Vant' t Hoff et Arrhénius.

$$K=-\frac{A}{\theta}+C.$$

On tire, en effet, de celle-ci :

$$\mathrm{Log}_e\, K_2-\mathrm{Log}_e\, K_1=\mathrm{Log}\frac{K_2}{K_1}=\frac{A}{\theta_1}-\frac{A}{\theta_2}=A.\frac{\theta_2-\theta_1}{\theta_1\theta_2}$$

ou,

$$\frac{K_2}{K_1}=e^{A\frac{\theta_2-\theta_1}{\theta_1\theta_2}}$$

En prenant les log vulgaires des deux membres, on a :

$$\log_{10}\frac{K_2}{K_1}=A.\frac{\theta_2-\theta_1}{\theta_2\theta_1}.\log_{10} e=\frac{\mu}{2}\cdot\frac{\theta_2-\theta_1}{\theta_2\theta_1}$$

en posant : $A.\log e=\frac{\mu}{2}$.

La *règle* du coefficient de température représente, en réalité, une tout autre loi que la loi d'Arrhénius et Van' t Hoff. Comment peut-on, cependant, rattacher cette règle à la loi d'accélération de la vitesse de réaction en fonction de la température ?

On vient de trouver la formule :

$$\frac{K_2}{K_1}=e^{A\frac{\theta_2-\theta_1}{\theta_2\theta_1}}$$

d'où, pour une différence de température $\theta_2-\theta_1$ de 10 degrés :

$$Q_{10}=e^{\frac{A\times 10}{\theta_2\theta_1}}.$$

Le produit $\theta_2\theta_1$ varie peu, pour une différence de 10°, car θ_1 et θ_2 désignent les températures absolues. En effet, entre 15° C. et 25° C., on a :

$$\theta_1\theta_2=(273+15)\,(273+25)=288\times 298=85\,824.$$

Pour l'intervalle 25° ... 35° C. :

$$\theta_1\theta_2=298\times 308=91\,784.$$

Cherchons l'effet de cette différence sur la valeur du coefficient Q_{10}. Dans les expériences chimiques et biologiques — du moins, pour ces dernières, dans la région thermique où la loi de Van' t Hoff et Arrhénius est applicable parce que ses effets sont prépondérants — le coefficient thermique Q_{10} a une valeur comprise, en général, entre 2 et 3.

Supposons, pour plus de simplicité dans les calculs, qu'il soit, entre 15° et 25° centigr. (288 et 298 absol.), égal à 2,71 c'est-à-dire précisément la valeur de *e*. Alors on a :

$$Q_{10} = 2{,}71 = e^{\frac{A.10}{\theta_2\theta_1}} = 2{,}71^{\frac{A.10}{\theta_2\theta_1}}$$

d'où :

$$\frac{A.10}{\theta_2\theta_1} = 1.$$

Ou, en remplaçant le produit $\theta_2\theta_1 = 288 \times 298$ par sa valeur :

$$A \times 10 = 85\,824.$$

Entre 25° et 35° centigr. on a $\theta_1\theta_2 = 91.784$. Calculons, avec cette donnée, la valeur correspondante du coefficient thermique Q'_{10}, dans cet intervalle. On a :

$$Q_{10} = e^{\frac{A.10}{\theta_2\theta_1}} = e^{\frac{85\,824}{91\,784}}$$

d'où :

$$\log_{10} Q'_{10} = \frac{85\,824}{91\,784} \log_{10} e.$$

Si l'on effectue le calcul de Q'_{10} on trouve :

$$Q'_{10} = 2{,}54.$$

Le coefficient thermique reste donc presque constant, et compris entre 2 et 3.

II. De nombreuses expériences de mesure ont déjà été faites pour déterminer l'influence de la température sur l'activité musculaire, en particulier, sur la vitesse des battements du cœur. D'autres sont relatives à la vitesse de propagation de l'influx nerveux.

Ce chapitre est consacré à l'exposé de ces expériences. Une des plus anciennes séries d'observations connues est celle que

John Davy a faite sur lui-même en 1845. Il a noté trois fois par jour, pendant huit mois, la température et le nombre des battements de son propre cœur. Les observations étaient prises : le matin, à midi et la nuit. Snyder. qui rapporte ces expériences a calculé les coefficients thermiques correspondants. Il donne le tableau suivant, établi sur des moyennes :

Température	36°62	36°94	37°07
Nombre des battements	54,68	55,2	57,2
Coefficients	2,3	3,1	2,3

Des expériences anciennes d'Otto Frank, sur les battements du cœur du Lapin et du Chien, à diverses températures, ont été retrouvées et utilisées beaucoup plus tard (1907) par Kanitz, qui a calculé, d'après les données qu'elles fournissent, les valeurs du coefficient de température.

Voici, d'après Kanitz, trois tableaux des mesures de O. Frank. Q_{10} est calculé par la formule : $10^{\frac{10\,(\log K_1 - \log K_2)}{t_1 - t_2}}$.

Tableau 3, (Lapin).

θ_1	θ_2	K_1	K_2	Q_{10}
Degrés C.	Degrés C.			
37,6	(29,1)	4,80	2,28	2,40
37,6	(29,0)	4,80	2,25	2,43
37,6	24,9	4,80	1,46	2,55
37,6	23,8	4,80	1,28	2,61
37,6	22,6	4,80	1,14	2,61
37,6	21,2	4,80	0,97	2,66
37,6	20,0	4,80	0,86	2,66
24,9	20,0	1,46	0,86	2,94
21,2	19,3	0,99	0,78	3,70

Tableau 4. (Chien),

θ_1	θ_2	K_1	K_2	Q_{10}
Degrés C.	Degrés C.			
35,2	32,8	1,81	1,51	2,12
35,2	30,5	1,81	1,31	1,99
35,2	28,2	1,81	1,17	1,99
35,2	26,8	1,81	1,16	1,70
35,2	25,2	1,81	0,93	1,95
35,2	23,4	1,81	0,78	2,04
35,2	21,6	1,81	0,69	2,03
25,2	21,6	0,93	0,69	2,29
23,2	21,6	0,93	0,69	2,00

Tableau 6. (Chien),

θ_1	θ_2	K_1	K_2	Q_{10}
Degrés C.	Dégrés C.			
34,1	28,3	1,30	0,88	1,95
34,1	25,6	1,30	0,82	1,72
34,1	24,0	1,30	0,59	2,19
34,1	21,4	1,30	0,46	2,27
21,4	19,2	1,30	0,39	2,12

Kanitz conclut ainsi : « La relation entre la fréquence des battements du cœur des Mammifères et la température, est ainsi exprimée, entre environ 20° et 39°, par la même formule mathématique que celle qui représente la dépendance entre la vitesse des réactions chimiques et la température ». Il faut remarquer, ajoute-t-il, qu'il s'agit ici, non d'un phénomène chimique simple, mais d'un système de phénomènes très embrouillés.

Ceci conduit à penser que Q_{10} est presque constant. Il varie d'ailleurs suivant les diverses espèces animales. H. Newell Martin, en 1883, a publié des tables numériques montrant les variations du nombre des battements du cœur de chiens et de chats avec la température. Si l'on calcule, d'après ces

tables, les coefficients thermiques, on trouve les résultats suivants (d'après Snyder).

Première expérience

$\frac{37^\circ 8}{27^\circ 8}$ $Q = 3,3,$ $\frac{40^\circ 5}{30^\circ 5}$ $Q = 3,0.$

Deuxième expérience

$\frac{38^\circ 5}{28^\circ 5}$ $Q = 3,2,$ $\frac{42^\circ 5}{32^\circ 5}$ $Q = 1,8.$

Troisième expérience

$\frac{38^\circ 5}{28^\circ 9}$ $Q = 3,2,$ $\frac{39^\circ 3}{21^\circ 9}$ $Q = 2,3,$ $\frac{40^\circ 0}{30^\circ 0}$ $Q = 2,1.$

Quelques années plus tard (1890), Martin, en collaboration avec Applegarth, détermina les températures limites de vitalité de cœurs isolés de chiens et de chats. De leurs expériences, on peut déduire les valeurs suivantes du coefficient thermique (Snyder) :

$\frac{33^\circ 7}{23^\circ 5}$ $Q_{10} = 3,2,$ $\frac{34^\circ}{24^\circ}$ $Q = 3,$ $\frac{35^\circ 2}{25^\circ 7}$ $Q = 2,5,$

$\frac{38^\circ 5}{28^\circ 5}$ $Q = 1,9,$ $\frac{40^\circ}{29^\circ 9}$ $Q = 1,3.$

En 1897, O. Langendorff publia ses recherches sur l'action de la température sur le rythme cardiaque des Chats. Ses recherches embrassent un intervalle de température très étendu : de 7° C. à 46° C. Elles ont porté sur 15 cœurs, isolés de l'organisme. Voici un tableau résumant les résultats de ses mesures :

Température C.	Nombre de battements par minute	Q_{10}	Température C.	Nombre de battements par minute	Q_{10}	Température C.	Nombre de battements par minute	Q_{10}
10	10	5,4	25	85	2,3	37	226	2,1
14	15	4,4	26	97	3,7	38	214	2,3
15	21	4,0	27	105	2,8	39	214	1,8
16	26	3,7	28	93	2,4	40	»	»
17	37	2,8	29	122	2,8	41	215	1,8
18	38	2,4	30	116	2,1	42	229	1,7
19	43	2,8	31	116	2,4	43	229	1,3
20	54	2,1	32	134	2,0	44	226	1,2
21	48	2,4	33	166	2,9	45	258	1,3
22	65	2,3	34	183	2,7	46	249	1,4
23	57	2,9	35	195	2,3	47	245	1,0
24	67	2,7	36	178	1,8			

On peut remarquer sur ce tableau que le coefficient thermique Q_{10} est compris entre 2 et 3 aux températures moyennes, mais qu'il va en croissant à mesure que l'on s'approche de l'intervalle 10°-20°, c'est-à-dire à mesure que l'on descend aux basses températures, et qu'il devient plus petit que 2 et décroît sans cesse, à mesure que l'on se déplace vers les températures élevées. Pour l'intervalle 37°-47° il est sensiblement égal à 1. Pour les températures plus hautes, (ou même calculé sur l'intervalle 45°-47°) il serait plus petit que l'unité.

Br. Roberston a mesuré le nombre de contractions cardiaques d'une Daphnie *(Cerodaphnia)*, à diverses températures. Voici le résultat de ses expériences :

Température C.	11°	15°	17°	19°	21°	25°	27°	29°
Contractions par seconde	1,64	2,38	2,63	2,98	4,53	5,33	5,4	5,15

Le coefficient thermique varie de 2,76 à 2,06.

De tous les savants qui ont étudié les variations de l'activité musculaire en fonction de la température, Ch. Snyder est celui qui a fait les recherches les plus étendues sur ce sujet.

De 1905 à 1913 il a publié une dizaine de mémoires sur la question. Les principales données de ces mémoires vont être rapportées ici ainsi que les conclusions de l'auteur :

La première série d'expériences (1905) a porté sur des lambeaux détachés de 6 ventricules de cœurs de Tortues (*Clemys marmorata*). Dans le tableau suivant sont condensées les mesures obtenues :

Temps en minutes depuis le commencement de l'expérience	Nombre des contractions par minutes — Temp. 10° — Cœur 1	Temp. 10° — Cœur 2	Temp. 20° — Cœur 3	Temp. 20° — Cœur 4	Temp. 30° — Cœur 5	Temp. 30° — Cœur 6
—	—	—	—	—	—	—
5	9,5	9,5	21,5	21	48	48
10	7	9	21	24	48	44
15	6,7	8,7	19	18	48	40
20	7	8,2	19	16,5	41	
30	7	7	16	14		
40	6,5	7,9	15,5	15,5		
50	6,5	7,9	13,5	16,0		
60	6,2	7,4	13	15,0		
80	6,2	6,8	11	14,5		
100	6,5	7,1	10	10		
120	6,4	6,6	8	10		
140	6,5	6	8	9		
160	6,5	5,9	7,6	9		

Dans un second article, publié en 1906, Ch. Snyder rappelle rapidement les recherches de ses devanciers et les siennes propres, et fait connaître les résultats de nouvelles expériences faites par lui sur un *Gastéropode nudibranche* du genre *Phyllirrhoe*, et sur un crustacé décapode : *Maia verrucosa*.

1° Expériences sur *Phyllirrhoe* :

C'est un animal transparent, dont on peut apercevoir le cœur battant à travers les tissus. Chacun des petits Mollusques en expérience est mis dans un cristallisoir contenant 1/2 litre d'eau de mer maintenue à température constante. On compte le nombre des battements après quelques minutes de repos. Ce nombre varie un peu, non seulement avec les individus, mais pour chaque individu, avec le temps.

On fait durer l'expérience 1/2 heure. Pendant ce temps on fait plusieurs déterminations. On prend la moyenne :

N° désignant l'individu	$\theta = 16°$ C.	$\theta = 20°$	$\theta = 25°$	$\theta = 29°$
1.	35	40	57	62
2.	36	46	66	80
3.	37	52	66	82
4.	39	47	66	84
Nb. moyen.	36,7	46,5	63,7	77

Les coefficients de températures, calculés d'après les nombres moyens[1], sont :

Entre 16° et 20°, $Q_{10} = 1,80$; entre 25° et 16°, $Q_{10} = 1,84$; entre 29° et 20°, $Q_{10} = 1,75$.

On voit que les coefficients thermiques ont une valeur assez faible, voisine de 1,8.

2° Expériences sur *Maïa verrucosa :*

Cœurs isolés, placés dans la solution de composition suivante, à la concentration $\frac{5}{8}$ normale :

NaCl 100,0	$MgCl^2$ 7,8	$CaCl^2$ 3,0
KCl 2,2	$MgSO^4$ 3,8	

On filtre et on ajoute 1 cc. de $CaCl^2$ pour 100 cc.

(1) Les nombres donnés par Snyder, dans son mémoire, sont erronés, parce qu'il les a déduits d'un simple calcul proportionnel, au lieu d'employer la formule logarithmique. J'ai rétabli ici les coefficients vrais, calculés correctement.

Numéro de l'expérience	Températ. en degrés C.	Durée de l'exposition à la nouvelle températ.	Nombre des battements par minute	Nombre moyen aux différentes températ.	Coefficient calculé Q_{10}
1 *a*	17	3	34	34	3
	7	6	14	11	
	7	12	8		
1 *b*	18	1	13		3
	18	2	12	12	
	18	6	11		
	8	3	4	4	
2 *a*	9	3	15	15	2
	19	3	30	30	
	19	4	30		
2 *b*	26	4.	20		2,3
	26	6	18	19	
	16	4	8		
	16	7	8	8	
3 *a*	20		42	42	3,52 (1)
	14,5	10	24		
	14,5	12	21	21	
	14,5	13	18		
b	20,5	3	36	36	2,2
c	25	2	40		
	25	3	36	38	1,8
4	16	25	9	9	2,1
	25	13	17	17	
7	25	?	16	16	1,9 (1)
	16	?	6	6	

(1) Nombre rectifié.

Snyder en conclut que les nombres mis en évidence montrent bien que l'on a affaire ici à des vitesses de réactions chimiques. Il remarque cependant que plusieurs des valeurs du coefficient thermique sont très élevées. (Les valeurs trouvées par lui sont trop fortes à cause de la manière défectueuse de les calculer). Il conclut que le phénomène physiologique de la contraction de la fibre musculaire cardiaque obéit à la règle de Van' t Hoff.

Pour les mouvements rythmiques des organes formés de fibres lisses, STILES et SNYDER ont étudié l'influence de la température sur la vitesse des mouvements de l'œsophage de la Grenouille, et MAGNUS, sur celle des mouvements de l'intestin grêle des Mammifères.

Voici quelques-uns des résultats de Stiles :

Température		Vitesses		
θ_2	θ_1	V_2	V_1	C_{10} (1)
17,5	7,0	2,6	0,5	4,8
20,0	9,0	3,2	0,8	
21,5	12,5	3,7	1,6	
24,0	14,0	4,3	2,0	2,1
27,0	17,5	5,0	2,6	2,0
27,0	14	5,0	2,0	2,02
27,0	18,3	5,0	2,9	1,87
27,0	24,0	5,0	4,3	1,65

On voit, qu'à mesure que la température s'élève, le coefficient diminue. Celui-ci, bien loin de rester constant, décroît de 4,8 à 1,65.

Les résultats de Magnus sont analogues et conduisent aux mêmes remarques. Voici quelques-uns d'entre eux :

Températures		Vitesses (en temps)		
θ_2	θ_1	V_2	V_1	C_{10}
12,5	5,5	120	320	4,0
12,5	7,5	120	240	4,0
29,0	20,0	10	30	2,1
40	29	4,5	10	2,0
42	32	3,3	8	2,4
40	32	4,5	8	2,1

Les expériences de Snyder donnent pour C_{10} une valeur plus constante, qui n'oscille guère qu'entre 2 et 3, mais ces résul-

(1) Nombres rectifiés.

tats sont peu comparables à cause des âges très différents des préparations.

Polimanti a mesuré la fréquence cardiaque d'embryons de *Gobius*, placés à différentes températures. Il a obtenu les valeurs suivantes (Les nombres calculés pour Q_{10} par l'auteur sont entachés d'erreur).

Tempér.	Nombre de pulsations par minutes	Q_{10} (valeur rectifiée)	
—	—	—	
16,5	114	(Entre 16°5 et 20°)	1,69
20	137	(— 20° et 25°)	1,65
25	176		
25-30	188		
30-31	195		
35	224	(— 30° et 35°)	1,56
35-40	257	25°-30° et 35°-40°	1,36

Le coefficient de température, on le voit, va, comme toujours, en décroissant avec la température. Ce coefficient est toutefois inférieur à 2, même aux températures comprises entre 16°5 et 20°. Au contraire pour le Chien et le Chat, il est supérieur à 2 entre 25-35° et même 37°8. C'est que, pour le Chien et le Chat, animaux à sang chaud, les températures de 25°, 30°, 36° sont des températures basses, tandis que pour le *Gobius*, la température de 20° est déjà une température élevée. Le coefficient de température est tombé au-dessous de 2.

Jacques Lœb et *W. F. Ewald* ont publié récemment (1913?) dans le *Biochemiches Zeitschrift* un mémoire très important. Il attire notre attention sur le caractère non seulement chimique mais aussi biologique du phénomène, c'est-à-dire sur sa variation au cours du développement de l'animal. Les auteurs ont fait porter leurs expériences sur les cœurs d'*embryons* d'un Poisson : le *Fundulus heteroclitus*. Les cœurs étaient laissés intacts dans l'organisme. L'œuf de Fundulus, contenant l'embryon, placé entre deux verres de montre, était laissé 15 minutes à la température voulue avant qu'on comptât ses battements.

On comptait le temps compris entre 20 battements (c'est-à-dire la durée de 19 battements).

On constata que pour chaque embryon, la fréquence des battements cardiaques, à la même température, dans les limites de précision des expériences, est pratiquement identique. Cette identité se maintient *depuis le second jour* après la naissance du cœur à l'activité, *jusqu'à l'éclosion*, c'est-à-dire pendant environ 8 jours ou plus.

TABLEAU I

Temps nécessaire pour 19 battements cardiaques chez 4 embryons de Fundulus

Températ. C	I Temps en secondes	II	III	IV	Moyenne
—	—	—	—	—	—
5°	57s30	60s0	56s0	56s5	57s5
10°	33,20	30,1	34,0	34,5	33,0
15°	18,80	18,0	18,3	20,0	18,0
20°	11,50	11,2	12,0	12,0	11,7
25°	9,10	8,5	8,2	9,0	8,7
30°	6,25	7,3	6,7	7,0	6,8

La concordance est telle, disent Lœb et Ewald, qu'on peut prendre le cœur de tels embryons comme thermomètre vivant, d'autant plus que, entre certaines limites au moins, et quand on fait d'abord décroître, puis croître les températures, la fréquence du rythme est un caractère *réversible*, c'est-à-dire reprend la même valeur à la même température (Entre 30° et 5°).

Quand on met des embryons de 2 jours dans une glacière à 0°, et qu'on les maintient à cette température pendant une vingtaine de jours, toute l'évolution, pendant ce temps, est suspendue. Retirés et portés à diverses températures, variant de 5° à 30°, immédiatement et pendant un certain nombre d'heures de séjour dans une pièce à 23°, les embryons montrent tout d'abord un *ralentissement* du rythme cardiaque, à toute température, qui peu à peu s'atténue et finit par s'effacer complètement. Dans l'expérience suivante les animaux ont été maintenus 25 jours à la température de la glace.

Tempér. C.	Temps pour 19 battements cardiaques, en secondes								
	Immédiatement			Après 16 heures			Après 40 heures		
	I	II	Moyenne	I	II	Moyenne	I	II	Moyenne
5°	100,0	77,0	88,5	56,5	66,0	61,3	66,4	73,0	69,7
10°	46,5	45,0	45,8	39,0	33,0	36,0	34,0	37,0	35,6
15°	31,3	27,5	29,4	26,0	26,5	26,3	22,0	19,5	20,8
20°	26,3	18,7	22,5	18,5	18,5	18,5	13,9	15,0	14,5
25°	—	—	—	11,8	11,3	11,6	11,0	11,5	11,3
30°	—	—	—	9,0	9,2	9,1	8,5	9,5	9,0

Après 52 heures, la fréquence était redevenue normale et resta telle.

Les embryons qui ont été *élevés* à haute température (30°), ne présentent pas une fréquence cardiaque sensiblement différente des embryons élevés à température moyenne (22°). Ainsi, des embryons de *Fundulus* furent élevés *6 jours* à 30° et la fréquence cardiaque mesurée à différentes températures : 1° immédiatement après qu'ils furent retirés du thermostat, 2° 24 heures plus tard (durant lesquels ils furent maintenus à 22°, températ. de la chambre).

Voici les résultats observés :

Temps nécessaire pour 19 battements chez 2 embryons de Fundulus maintenus 6 jours à 30°.

Températ. centigr.	Immédiatement après l'enlèvement du thermostat			24 heures plus tard		
	I	II	Moyenne	I	II	Moyenne
5°	81,5	90,0	85,8	43,0	45,6	44,3
10°	43,5	48,0	45,8	26,6	28,0	27,3
15°	22,0	22,0	22,0	17,2	16,0	16,6
20°	14,0	13,0	13,5	10,5	11,8	11,2
25°	9,3	8,0	8,7	8,0	8,0	8,0
30°	7,2	5,7	6,5	6,2	6,5	6,4

La perturbation observée aussitôt après l'extraction des animaux du thermostat, consiste, comme dans le cas du refroi-

dissement, en un ralentissement du rythme. Après 24 heures passés à 22°, la fréquence était redevenue normale.

Enfin, des expériences faites sur des hybrides de deux espèces éloignées : *Menidia* et *Fundulus heteroclitus*, — hybrides qui peuvent vivre un mois environ —, ont montré, qu'à toutes températures, le rythme des embryons hybrides était plus lent que le rythme des embryons normaux. « Chez ces hybrides hétérogènes, la fréquence des battements cardiaques est beaucoup plus faible que chez les descendants de deux parents semblables. Les hybrides se comportent comme des embryons qui ont été empoisonnés par du Cyanure de potassium. »

Lœb et Ewald, dans leur conclusion, relèvent que la constance de la fréquence cardiaque, à une température donnée, pour les divers individus, cesse, dès que les embryons de poisson sont sur le point d'éclore Il en est sans doute de même pour le même individu. Les auteurs estiment qu'il est probable que chaque cœur d'embryon contient la même quantité de la substance qui produit la contraction cardiaque. Cette égalité disparaît plus tard, au cours du développement.

Remarques critiques au sujet des précédentes données expérimentales.

Les expériences de Lœb et Ewald ont été faites sur *Fundulus heteroclitus*, animal fortement *eurytherme*, c'est-à-dire qui peut supporter, sans trouble sensible, des écarts de température assez considérables.

La température moyenne de la pièce où ils étaient élevés d'ordinaire était assez haute (22°). L'action du froid, même prolongée aussi longtemps que 25 jours, s'est montrée réversible, c'est-à-dire que ses effets ont disparu rapidement quand les animaux ont été ramenés à la température ordinaire. Ceci est en accord avec les expériences de tous les auteurs. Il faut remarquer que l'écart thermique imposé était considérable : 22°, de même que le temps de séjour (25 jours).

Les effets d'un séjour aux températures supérieures ont été aussi trouvés réversibles, après 24 h. de perturbation. Ceci peut paraître, à première vue, en désaccord avec les constatations d'autres auteurs. Mais il faut observer : 1° que l'écart

thermique, au-dessus de la moyenne, n'était que de 8° (30° au lieu de 22°) ; 2° que le temps de séjour n'a été que de 6 jours au lieu de 25 jours au froid ; 3° que *Fundulus* est une espèce eurytherme.

D'autre part, on a eu affaire, dans ces expériences, non à des animaux adultes, mais à des embryons. Il est fort possible que les embryons soient beaucoup plus plastiques que l'animal adulte, et qu'au cours de son développement s'imposent progressivement à l'organisme des conditions de plus en plus étroites de possibilité de vie. C'est ce que semblent appuyer les dernières remarques de Lœb. D'ailleurs, les embryons étant tout de suite élevés à 30°, leur exposition ultérieure aux autres températures, n'est qu'un déplacement thermique vers le froid dont les effets doivent être par conséquent réversibles.

August Krogh ayant contesté que la loi de variation de la vitesse du rythme cardiaque fut une fonction exponentielle de la température, Ch. Snyder a publié en 1913 un nouveau mémoire pour combattre les affirmations de Krogh et montrer, par de nouvelles expériences, que cette vitesse est bien représentée par la *règle* du coefficient de température. Les nouvelles expériences de Snyder, ayant porté sur une gamme de températures plus étendue que ses anciennes, sont particulièrement dignes de remarque. Elles ont été faites sur des cœurs de Chiens et de Chats. Elles montrent que le coefficient thermique est généralement « compris entre 2 et 3 » et que la vitesse est une fonction logarithmique, et non linéaire, de la température. (Pourtant le coefficient peut prendre, dans certains cas, une valeur plus grande : 4,2 et même 4,8).

Voici quelques-unes des nouvelles expériences de Snyder :

3e expérience. 16 novembre. Chat.

Heure	Température C	Vitesse par minute
11 h. 11 matin	38°0	114,0
12 h. 26 après midi	29°65	53,1
1 h. 29	21°8	18,0
1 h. 55	13°1	14,1
2 h. 08	19°6	20,4
2 h. 45	27°0	34,2
2 h. 55	43°0	94,2

Voici une expérience faite sur un cœur de chien. Les cavités du cœur battirent régulièrement pendant plus de deux heures, le ventricule manifestant seul un peu de faiblesse à la fin de l'expérience.

Dans le tableau suivant les colonnes 3 et 4 représentent les vitesses observées, la cinquième colonne les vitesses calculées d'après la formule :

$$\log_{10} K = a + bt \text{ avec } \begin{cases} b = 0{,}0352 \\ a = 0{,}6835 \end{cases}$$

Heure	Température C.	Nombre des battements par minute : oreille droite. (observé)	Nombre des battements par minute : ventricule droit. (observé)	Valeur calculée formule : $\log K = a + bt$
10 h. 40 m.	39°0	110,0	110,0	106,0
11 00	34°5	81,0	81,0	78,0
11 05	41°8	130,0	130,0	142,5
11 11	30°2	58,5	58,5	55,6
11 16	25°3	35,1	35,1	37,6
11 23	28°2	45,0	45,0	47,4
11 58	33°0	72,0	72,0	70,0
12 03	40°4	116,0	116,0	126,8
12 09	36°2	92,0	92,0	90,0
12 15	32°2	64,8	64,8	65,2
12 20	23°5	35,2	35,2	32,4
12 30	16°0	26,0	16,0	17,6
12 33	15°7	19,6	16,0	17,2
12 35	15°8	contraction cesse		—
12 50	30°25	64,2 de nouveau fort et régulier	faible	57,0
1 05	25°2	37,6	37,6	37,5
1 09	21°7	32,0	32,0	28,0
1 12	22°0	28,0	28,0	28,7
1 25	37°2	84,0	?	81,6
1 34	?	fort et régulier	faible mais régulier	—

Les résultats de l'expérience précédente (11 déc. 1912) sont représentés par la figure suivante, où les températures sont portées en abscisses et le nombre des battements en ordonnées (fig. 15).

La courbe tracée, autour de laquelle sont distribués les points

réels, est une courbe moyenne fictive. Elle répond aux données suivantes :

Abscisses (Températ.)	Ordonnées	Q_{10}
—	—	—
15°	18	—
17°	21	—
20°	25	—
22°	29	—
25°	36,5	2,0
27°	43	2,0
30°	55	2,2
32°	65	2,2
35°	82	2,3
37°	95	2,2
40°	116	2,1
42°	119	1,8

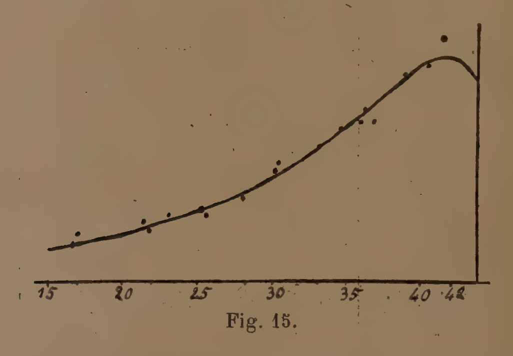


Fig. 15.

Une autre expérience, sur l'oreillette droite du Chat, faite le 16 novembre 1912, a donné les résultats pointés sur la fig. 16.

La courbe moyenne fictive, autour de laquelle se répartissent les points réels, a les caractéristiques suivantes :

Température	Ordonnée	Q_{10}
—	—	—
10°	10	—
12°	11	—
15°	12,5	—
17°	13,5	—
20°	18,5	1,8
22°	21,5	1,9
25°	31,0	2,4
27°	39	2,8

Température	Ordonnée	Q_{10}
30°	53	2,9
32°	64	2,9
35°	85	2,7
37°	102	2,6
40°	122	2,3

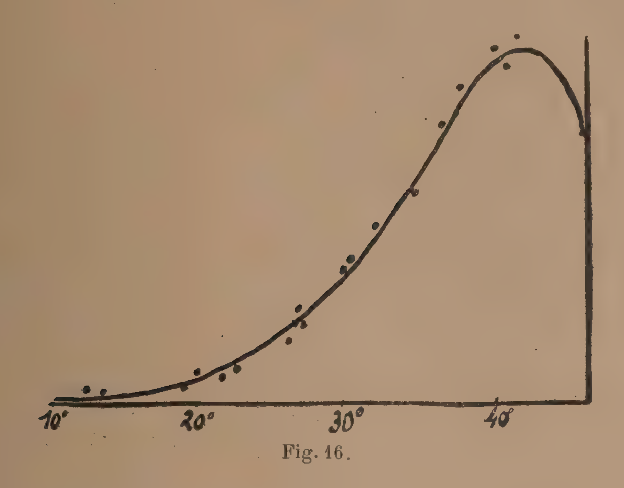


Fig. 16.

Remarques sur les expériences précédentes.

Dans le tableau numérique des résultats trouvés avec le cœur du Chien, on peut remarquer que les nombres réellement observés aux températures supérieures : 40°4 et 41°8, sont nettement inférieurs aux nombres calculés par la formule logarithmique : 116,0 au lieu de 126,8, à 40°4 et 130 au lieu de 142 à 41°8. Snyder lui-même a dû figurer une courbe retombante aux températures supérieures à 40°, ce qui ne correspond plus à la formule logarithmique de la loi de Van't Hoff.

Burdon-Sanderson a analysé de très près, au moyen de la variation électrique concomittante, ce qui se passe dans le muscle, pendant la contraction, et l'effet des changements de température sur chacune des modifications constituant le phénomène.

Prenant un Sartorius de Grenouille, et étudiant, à diverses températures, la variation électrique monophasique ou diphasique consécutive à l'excitation directe ou indirecte du mus-

cle, et à la propagation de cette excitation, il arrive à la conclusion suivante : « Deux modifications des propriétés électromotrices du Sartorius sont produites par l'abaissement de température. La *durée* de la modification excitatrice, à chaque contact, est augmentée en grandeur, et la *vitesse de propagation* de l'onde d'excitation est diminuée ».

Avec la durée, la force électromotrice de la modification excitatrice est augmentée par le froid, comme le montrent bien les courbes photographiques de la variation mononophasique.

Quant à la *vitesse de conduction*, elle change d'abord, pour une même température donnée, avec l'âge de la préparation. Ainsi :

A 14° C., elle diminue, pendant le premier jour, de 280 cm. à 150 cm. par seconde et plus tard, plus lentement, de 120 cm. à 100 cm.

A 18°		A 7° C.	
Muscle frais. .	350 cm. p. sec.	Muscle frais. .	140
Après 24 h. . . .	180 »	Après 24 h. .	100
» 48 h. . .	160 »	Pendant les deux	
» 60 h. . .	120 »	jours suivants	60

Mesurées à différentes températures, les vitesses de conduction, dans le *muscle frais* ont été trouvées les suivantes :

Température C. . . .	17°	14°	9°	7°
Vitesse de conduction.	320 cm.	260	190	140 cm. p. sec.

Pour un muscle conservé 24 heures dans une solution saline :

Température .	20°	18°	14°	9°	6°
Vitesse	220 cm.	200	140	90	75 cm. p. sec.

Les effets du refroidissement ou de l'échauffement sur la « variation » se voient, d'une façon plus frappante, quand les deux contacts sont soumis à des températures différentes, que quand le muscle tout entier est refroidi ou réchauffé. La variation à l'électrode la plus froide est plus grande que l'autre. Cela détermine des changements de l'aspect caractéristique de la courbe même quand la différence de température est faible.

En résumé, Burdon-Sanderson pense, qu'entre 4° et 18° C., la capacité fonctionnelle de chaque élément du Sartorius de la Grenouille est augmenté par le froid et diminué par l'échauffement. Ceci est révélé, dans le cas du refroidissement, par l'*augmentation de la force électromotrice* du courant d'action et par l'accroissement de durée du changement électrique produit, par excitation, dans chaque élément. Ce dernier effet se manifeste surtout au moment où le muscle revient à son état initial.

Quand le muscle est *pourvu de son nerf*, on ne constate aucune modification de la courbe électrométrique produite par le froid en l'absence du nerf, mais, dans l'*excitation indirecte*, Burdon-Sanderson constata que la période de *latence électrique* est très allongée par le froid. Ainsi, à 15° C., le *temps perdu électrique*, dans un muscle frais, n'excède pas 0,001. Dans le même muscle, il peut être accru, par le refroidissement, jusqu'a 0,006. Il revient à 0,002 quand la température remonte lentement à 14°. « Une très faible part de ce temps perdu anormal peut être attribué au nerf et même au muscle. Il semble, d'après les expériences, que le temps perdu a son siège dans les terminaisons nerveuses. »

Dans un autre mémoire, Burdon-Sanderson a étudié la façon dont la température influence la *période réfractaire* ou d'*excitabilité diminuée*, consécutive à la contraction cardiaque. Il a trouvé les résultats suivants :

Température. . . .	12° C.	15°	18°	21°	24°	27°
Durée de l'excitabilité diminuée. .	2″0	1″8	1″5	1″2	0″9	0″8

2° Expériences sur le nerf.

Helmholtz semble s'être le premier occupé de déterminer expérimentalement la vitesse de propagation de l'influx nerveux dans le nerf, à diverses températures. Dans le nerf moteur de la patte de la Grenouille, il a trouvé que cette vitesse était d'environ 27 m. par seconde, à 20° C., et dix fois moindre

à 0°, soit : 2 m. 7. La valeur du coefficient de température est, dans ce cas, 3,16.

La question du coefficient thermique a ici une grande importance. Elle peut servir à trancher la question, encore débattue entre les physiologistes, de savoir si la propagation de l'influx nerveux est un phénomène purement physique ou bien un phénomène chimique ou physico-chimique, s'accompagnant de réactions dans le nerf.

Plusieurs expériences ont été faites sur les nerfs extrinsèques du cœur (accélérateurs et modérateurs), en particulier par : Baxt, Stewart, O. Frank, Burdon-Sanderson.

1° *Influence de la température sur la* PÉRIODE LATENTE *d'excitation des nerfs extrinsèques du cœur.* — Cette période latente est le temps qui s'écoule entre l'instant de l'excitation, et l'instant où le muscle cardiaque commence à se contracter.

A) *Nerfs accélérateurs du cœur*

Pour le Chien et la Grenouille le coefficient thermique de période latente est de l'ordre de celui des réactions chimiques. C'est ce que montrent les expériences de *Baxt* (1875) et de *G. N. Stewart* (1892), résumées dans les tableaux suivants :

Coefficient thermique des nerfs extrinsèques du cœur.

PÉRIODE LATENTE APRÈS UNE EXCITATION ÉLECTRIQUE

	θ_2	θ_1	t_2	t_1	$Q_{10}=\left(\frac{t_1}{t_2}\right)^{\frac{10}{\theta_2-\theta_1}}$
1	39°43	34°85	7	13,0	3,9
Nerf accélérateur	39°43	36°0	7	10,0	2,8
du chien	37°48	34°85	9	13,0	4,1
	42°43	37°3	6	9,0	2,2
(Baxt 1875)	39°35	37°3	7	9,0	3,4
	42°43	39°35	6	7,0	1,7
					Moyenne : 3,0
2	38°4	29°7	7	15,0	2,4
Nerf accélérateur	36°1	27°8	9	22,0	2,9
du chien	38°4	32°5	7	12,0	2,5
	36°1	29°7	9	15,0	2,2
(Baxt 1875)	38°4	27°8	7	22,0	2,9
	38°1	27°6	9	17,5	1,9
	34°2	27°6	12	17,5	1,8
	32°8	27°6	13	17,5	1,7
	38°1	30°6	9	15,0	2,0
	30°6	27°6	15	17,5	1,7
					Moyenne : 2,2

B) *Nerfs modérateurs du cœur*

On n'a déterminé la période latente du nerf vague de la Grenouille qu'entre 21° et 39°, et pour un nombre limité d'observations. A ces températures, le coefficient, remarque Snyder, est nettement analogue à celui des processus physiques. Pourtant, aujoute-t-il, les travaux de *E.-G. Martin*, sur l'effet produit par le potassium sur l'inhibition du nerf vague, conduisent à penser qu'il se produit des changements chimiques pendant la période latente de stimulation du vague.

La valeur très basse du coefficient n'a rien d'étonnant, à mon avis, et confirme ce qui sera dit plus loin de l'abaissement de la valeur de ce coefficient aux températures supérieures. En effet, les températures de 21° à 39°, qui seraient moyennes et même basses pour un Mammifère (sauf, peut-être, 38° et 39°)

sont des températures très élevées pour une Grenouille. Le coefficient correspondant doit donc être faible et inférieur à 2.

Période latente des nerfs extrinsèques du cœur pour la réaction à des excitations électriques.

	θ_2	θ_1	t_2	t_1	$\left(\frac{t_1}{t_2}\right)^{\frac{10}{\theta_2-\theta_1}}$
Le nerf sympathique du cœur de la Grenouille (G.-N. Stewart 1892)	8,0	6,0	6,0	7,0	2,2
	8,0	3,5	6,0	10,5	3,5
	12,3	8,0	5,6	6,0	1,2
	18,3	12,3	4,0	5,6	1,8
	12,3	3,5	5,6	10,5	2,0
	18,3	3,5	4,0	10,5	1,9
	18,3	8,0	4,0	6,0	1,5
	18,3	6,0	4,0	7,0	1,6
					Moy. : 2,0

O. Frank a examiné l'influence de l'excitation du nerf vague sur le coefficient de température du rythme cardiaque (ou plus exactement sur la vitesse des battements du cœur à diverses températures, d'où l'on peut ensuite déduire le coefficient). Pour le *Lapin*, le coefficient thermique de fréquence est de l'ordre de celui des réactions chimiques, aussi bien avant qu'après l'excitation du vague.

Pour le *Chien*, avant l'excitation, le coefficient est encore comparable à celui des réactions chimiques tandis que pendant l'excitation, il reste douteux : deux des coefficients sur quatre ont la valeur 1,4.

Coefficients de température des pulsations du cœur avant et pendant l'excitation du nerf vague.

(Observ. de Otto Frank)

	Température en degrés C.	Avant l'excitation du vague: Nomb. par seconde	Avant l'excitation du vague: Q_{10}	Pendant l'excitation du vague: Nomb. par seconde	Pendant l'excitation du vague: Q_{10}
Expérience 1	37,0	4,62			
(Lapin)	27,0	1,64	2,8		
Expér. 2 (id).	37,6	4,80		3,50	
	27,7	1,56	3,1	1,33	2,6
	20,7	0,55	4,5	0,55	3,5
Expér. 3 (id.)	38,2	5,00		1,7	
	24,8	1,12		1,09	3,1
	18,7	0,53	3,1	1,55	
Expér. 4 (id.)	37,6	4,70		3,10	
	24,9	1,46		0,77	
	19,3	0,78	2,7	0,75	2,2
	20,3	0,90		0.83	
	29,0	2,25	2,9	2,10	2,9
			Moy. 3,18		Moy. 2,6
Expérience 1	34,9	1,84		0,42	
(Chien)	21,6	0,65	2,2	0,26	1,4
Expér. 2	34,8	1,78		0,40	
	18,0	0,63	1,9	0,23	1,4
Expér. 3	36,6	2,61		1,42	
	25,0	1,22	1,9	0,64	2,0
Expér. 4	30,9	2,0		1,24	
	18,7	0,62	2,6	0,45	2,3
			Moy. 2,15		Moy. 1,78

Nicolaï (1901) a étudié l'influence de la température sur la vitesse de propagation du courant d'action dans le nerf olfactif du Brochet, entre 3° et 25° C.

Voici les résultats obtenus par lui :

Températures θ_2	θ_1	Vitesses R_2	R_1	C_{10}
9,25	3,45	13,7	5,65	4,1
9,25	4,82	13,7	8,55	3,6
14,25	3,45	16,0	5,65	2,6
17,46	3,45	18,8	5,65	2,4
14,25	4,82	16,0	8,55	2,0
14,25	6,35	16,0	10,32	2,0
23,25	3,45	20,67	5.65	1,9
25,0	3,45	22,2	5,65	1,8
				Moyenne 2,55

La moyenne du coefficient thermique est : 2,55.

Si l'on calcule, pour plus de précision, les valeurs que fourniraient la formule de Van' t Hoff-Arrhénius : $\operatorname{Log} K = -\frac{A}{\theta} + C$ et qu'on les compare avec les observations, on trouve un accord assez bon aux basses températures, mais *il y a divergence aux températures élevées*.

Tempér. C.	Valeurs observées	Valeurs calculées (A = 7650)
3,45	5,65	5,65
4,82	8,55	6,47
6,35	10,32	7,54
9,25	13,7	11,2
14,25	16,0	16,0
17,46	18,8	22,5
23,25	20,67	36,0
25,00	22,2	44,0

Une autre série de mesures de la vitesse de propagation du courant d'action est condensée dans le tableau suivant :

Nicolaï (nov. 1900).

Températures		Vitesse		
θ_2	θ_1	K_2	K_1	$C_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1}\right)^{\frac{10}{t_2-t_1}}$
19,25	6,5	18,6	7,5	2,03
19,5	13,1	17,1	9,5	2,5
19,25	4,8	18,6	6,9	2,0
12,0	6,5	12,8	7,5	2,62
12,0	4,8	12,8	6,9	2,36
9,25	4,85	13,7	7,3	2,04
9,25	3,6	13,7	6,4	3,85
15,0	3,6	16,6	6,4	2,28
18,6	9,25	19,5	13,7	1,52
22,9	3,6	21,3	6,4	1,88
25,0	4,85	22,2	7,3	1,72

Dans les deux cas, la valeur du coefficient thermique va en décroissant à mesure que la température s'élève, et beaucoup plus vite que ne l'indique la formule théorique de Van' t Hoff.

Von Miram (1905), complétant en quelque sorte les recherches de Helmholtz, a déterminé la vitesse de conduction dans le nerf moteur de la Grenouille, aux températures élevées. Il a trouvé :

qu'à 35° l'influx nerveux parcourt 65 m. par seconde.
20° — 24 m. —

Si l'on calcule d'après cela le coefficient thermique, on obtient $Q_{10} = 1,95$; avec le nombre de Helmholtz 27 m. à 20° on trouve pour Q_{10}, un nombre plus faible encore. Ainsi, là encore, on le voit, le coefficient va en décroissant quand la température monte.

Ch. Snyder, en 1907-1908, a fait une longue série d'expériences sur le nerf de la Grenouille, laissé attenant au muscle. Le nerf choisi était l'ischiadiscus ; les muscles : le gastrocnémien et l'anticus tibialis. Je rapporte ici les principales expériences.

Expérience du 9 nov. 1907.

Gastrocnémien de Grenouille. Excitation par courants constants. A = 98,6.

Heure	Température C.	Vitesse	Q_{10}
2,52	13,5	19,6	
3,02	3,5	8,0	
3,07	3,0	7,7	
3,25	14,2	22,2	2,7
3,37	30,0	65,7	2,0
3,47	20,0	28,0	2,4
4,08	9,8	13,1	1,7
4,09	9,8	12,2	
4,25	1,0	6,1	2,6
4,33	1,0	5,2	

Expérience du 17 décembre 1907.

Chocs d'induction.

Heure	Température C.	Vitesse	Q_{10}
11,38	19,6	19,5	
11,52	29,5	33,4	
11,53	29,3	44,6	
12,06	20,1	18,0	2,0
12,32	2,0	8,5	
12,43	2,0	7,8	
1,23	18,8	18,7	1,6
2,59	1,5	6,2	
3,01	1,5	6,2	
3,20	20,0	18,7	1,8
3,35	29,5	40,7	
3,38	29,5	67,1	
3,52	20,0	19,5	2,7
4,14	2,5	6,2	
4,16	2,5	6,3	
4,42	18,3	16,6	1,9
5,28	2,0	4,9	2,1

Le lendemain ; même préparation :

Heure	Température C.	Vitesse	Q_{10}
10,53	18,0	19,5	
11,01	9,3	9,8	
11,03	8,4	9,4	
11,35	19,9	19,7	1,9

Expérience du 23 décembre 1907.

Chocs d'induction.

Première préparation

10,49	20°,2	25m,9	
10,52	20,2	27,0	
11,09	30,8	72,0	
11,12	29,5	59,0	
11,35	20,0	28,0	2,3
11,45	10,5	15,1	
12,04	10,0	13,4	
12,23	19,6	29,4	2,1

Seconde préparation (sur la même grenouille).

3,48	15,0	20,2	
3,56	15,0	22,3	
3,59	14,8	22,3	
4,20	26,0	43,1	
4,25	25,0	30,8	
4,39	14,5	17,0	1,8
4,41	14,5	16,2	
4,51	4,0	5,6	
4,54	4,0	5,2	3,0
4,58	2,5	4,7	
5,00	2,5	4,4	
5,11	14,0	15,8	
5,13	14,0	16,6	3,0
5,24	26,0	24,0	
5,30	25,0	28,1	
5,45	16,0	18,5	1,6

Expérience du 24 décembre 1907.

Heure	Tempér.	Vitesse	Q_{10}
—	—	—	—
12,50	29,5	42,4	
1,01	30,0	39,5	
2,45	29,5	35,1	
3,30	4,0	3,2	
3,33	4,0	2,0	2,6

Expérience du 16 mars 1908

Heure	Tempér.	Vitesse	Q_{10}
—	—	—	—
11,50	14,0	18,1	
12,30	22,4	32,6	2,0
12,55	13,0	16,6	
1,39	4,2	8,9	2,0
2,10	14,4	20,0	2,2
2,40	23,0	37,7	2,3
3,50	8,8	10,2	2,5

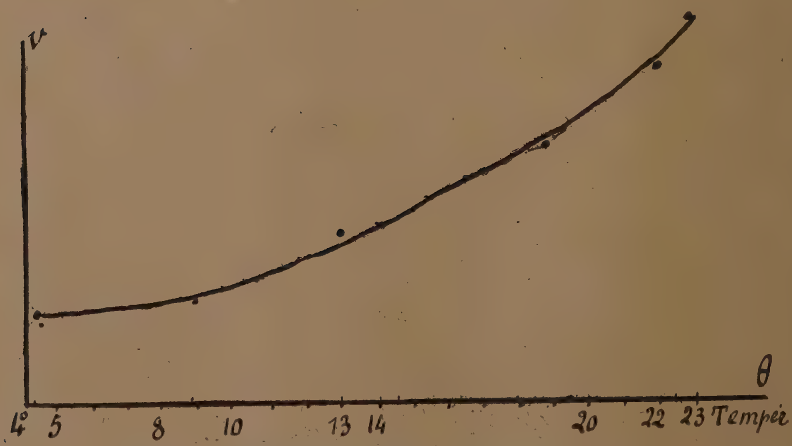


Fig. 17. — Vitesse de propagation de l'influx nerveux.
Expérience de Ch. Snyder du 16 mars 1908.

Expérience du 17 mars 1908

1re préparation

Heure	Tempér.	Vitesse	Q_{10}
11,14	22,1	29,7	
12,11	3,8	8,0	
12,18	3,5	7,2	
1,53	22,1	24,5	2,0
2,29	1,0	3,6	2,4
	Seconde préparation		
4,05	11,5	17,2	
4,25	22,0	39,2	
4,30	22,0	36,3	
4,50	12,2	19,6	2,0
4,55	12,5	20,0	
5,10	3,0	7,8	
5,15	3,5	6,9	
5,30	12,7	18,2	2,7
5,35	13,2	19,2	
5,45	23,5	44,5	
5,50	22,5	32,7	2,1

Si l'on examine les résultats numériques ci-dessus, obtenus par Snyder, on remarque que :

1° La vitesse de propagation de l'influx nerveux croît avec la température.

2° Le coefficient est variable ; en général il décroît à mesure que la température s'élève.

Par exemple : 17 mars 1908 (2e préparat.).

$\theta = 12°2 \quad V = 19,6 \qquad C_{10} = 1,9$ à 2
$\quad = 22° \qquad = 36,3$ et $39,2$
$\theta = 3°5 \quad V = 6.9 \qquad C_{10} = 2,9$
$\quad = 13,2 \qquad = 19,2$

17 décembre 1907.

$\theta = 19°6 \quad V = 19,5 \qquad C_{10} = 1,7$
$\quad = 29°5 \quad V = 33,4$

3° Les températures antérieures auxquelles le nerf a été porté récemment, influent sur les vitesses constatées à d'autres températures, dans les expériences ultérieures. C'est l'influence du passé. En général, un passage aux hautes températures augmente les vitesses mesurées dans les expériences suivantes (aux températ. moyennes ou hautes) ; les basses températures diminuent les vitesses constatées dans les expériences ultérieures (faites aux tempér. moyennes ou élevées). Il arrive aussi que les hautes températures diminuent les vitesses mesurées immédiatement après, aux basses températures.

Exemples : 17 décembre 1907.

	Heure	Degrés	Mètres
	—	—	—
	3,35	29,5	V = 40,7
	3,38	29,5	67,1
	10,49	20,2	25,9
	11,12	29'5	59,0
	11,35	20,0	28,0
23 décembre (Influence du froid).			
	3,56	14°,8	V = 22,3
Puis	4,51 à 5	4°,0 et 2°	
	5,11	14,0	15,8

4° Il y a une action du temps depuis lequel dure l'expérience : en général, après plusieurs heures, les vitesses mesurées aux mêmes températures sont moindres qu'au commencement de l'expérience.

Exemples : 18 décembre 1907.

	Heure	Degrés	Mètres
	—	—	—
	2,15	19,7	V = 20,4
	4,30	19,5	16,7
17 décembre.			
	12,32	2,0	8,5
	5,28	2,0	4,9

5° Il y a enfin d'autres fluctuations sans cause extérieure immédiatement apparente.

Conclusions et théorie de Snyder. Critique de ces conclusions.

Snyder affirme d'abord que les coefficients de température sont compris entre 2 et 3.

Puis, il reconnaît qu'un certain nombre d'entre eux s'écartent de cette valeur, les uns étant plus petits que 2, les autres plus grands que 3.

D'autre part, *à une même température*, la vitesse trouvée, dans la même expérience, sur le même nerf, n'est pas constante.

Snyder a, à cette occasion, comme un pressentiment de l'influence du temps ; il en entrevoit l'importance. Par exemple, dans une expérience du 13 novembre 1907, au premier moment, la vitesse est d'environ 40 mètres par seconde. Une heure plus tard, elle est encore la même, mais après 2 heures environ, la vitesse, à la même température, est d'environ 30 mètres, et après 3 h. 1/2 elle a été trouvée de 20 mètres seulement.

D'autre part, dans d'autres expériences (17 décembre et 18 décembre 1907) la vitesse initiale à 20° s'est retrouvée la même au bout de plusieurs heures, malgré de nombreux changements de température.

« A 30° les vitesses sont encore plus instables. »

Tous ces faits, on le verra, s'expliquent aisément par les lois énoncées plus loin, au cours de cet ouvrage.

Snyder reconnaît, à juste titre, que ces valeurs « anormales » des vitesses de conduction (ou des coefficients de température qui y correspondent), ne sont pas dues à des erreurs, ou à des irrégularités de l'appareil. « Des expériences exécutées pour déterminer les changements de vitesse qui surviennent dans un nerf maintenu constamment à la même température — à 5°, 10°, 20° — montrent qu'une vitesse constante peut être maintenue pendant un certain temps, un ralentissement se produisant seulement après 2 heures, à 20°, et après une période plus longue encore à 10°.

On pourrait penser que de telles variations sont dues à quelque altération de la substance nerveuse causée par « l'éva-

poration », ou la condensation de l'eau dans le cas du froid. « Mais nous savons que dans l'organisme vivant lui-même, de profonds changements peuvent également se produire dans la substance du nerf, changements traduits par les termes « paresse », « vivacité », « exaltation », « sensibilité fine ou obtuse »...» Pour Snyder, toutes ces variations d'états peuvent être conçues comme dues, dans une large mesure, à des différences de vitesse de conduction de l'incitation nerveuse. Pour expliquer ces différences de vitesse, Snyder fait l'hypothèse suivante : la conduction nerveuse est due à des changements physico-chimiques de groupements moléculaires, contenus dans le cylindraxe. Mais il doit exister dans le cylindraxe, plusieurs sortes de ces groupements moléculaires capables, par leurs modifications chimiques, de conduire l'influx nerveux. Chacune de ces espèces de substances doit avoir un temps de réaction propre, auquel correspond une vitesse de conduction différente. « Si la conduction du nerf est un changement chimique, la vitesse du temps de réaction peut être d'une certaine grandeur pour un complexe et d'une autre grandeur quand un autre complexe est mis en jeu. »

Telle est l'explication proposée par Snyder.

Chaque complexe a donc un coefficient fixe compris entre 2 et 3. Les valeurs « anormales » du coefficient, trouvées dans les expériences, ne proviennent donc pas de variations du coefficient, mais d'un changement de substance conductrice mise en jeu.

Supposons que les vitesses correspondant à un premier complexe conducteur A soient, à 0°, 10°, 20°, 30°, respectivement : 4,5 ; 11,3 ; 28,3 ; et 70 mètres par seconde ; et que les vitesses correspondant à une substance B, aux mêmes températures, soient : 2,9 ; 7,2 ; 18,0 ; et 44. Pour chacune des deux substances le coefficient de température est 2,5. Supposons que, jusqu'à 25°, par exemple, A seul entre en jeu, et qu'à 30° ce soit B seul. Alors, si l'on fait des déterminations à 0° ; 10° ; 20° ; 30° on trouve ainsi les vitesses : 4 m. 5 ; 11 m. 3 ; 28 m3 et 44 mètres, ce qui donne les coefficients : 2,5 ; 2,5 ; 1,6.

Pour une autre combinaison, contenue dans le tableau suivant :

Température . . .	0°	10°	20°	30°
Substance active .	B seul	A	A	B
Vitesse	2,9	11,3	28,3	44
Coeff. thermique .	3,9	2,5	1,5	

Snyder montre qu'on peut obtenir des coefficients thermiques variant de 4 à 1,5. De telles valeurs se trouvent dans ses expériences.

« D'ordinaire les coefficients sont 2 à 3, tant que la température est au voisinage de 10° à 20°, mais plus de 3 quand on se rapproche de 0° et moins de 2 quand on arrive vers 30° ».

« Un exemple actuel est fourni par le tableau numérique consignant les expériences du 23 décembre (2e préparation). En nombres ronds (en exceptant les premiers nombres relatifs à chacune des températures de 15° et 25°), les valeurs de la vitesse à 5°, 15° et 25°, sont environ 7 mètres ; 18 mètres et 25 mètres par seconde. Ces vitesses, on peut les expliquer ainsi : il y a deux complexes moléculaires dont les vitesses de réaction peuvent être représentés aux températures ci-dessus comme ayant pour valeur :

« Pour A : 7, 18 et 45.

« Pour B : 4, 10 et 25.

« Pendant une partie de l'expérience (à 5° et 15°), A seul fonctionne. A 25°, tantôt A *seul* fonctionne ; tantôt c'est B seul, — le dernier cas est le plus commun —. Et ainsi, nous avons les constantes trouvées plus haut : 7 ; 18 et 25 mètres, avec les coefficients 2,5 et 1,4. »

On voit quelle peine se donne Snyder, et à quelles hypothèses singulières il a recours, pour ne pas admettre simplement que le coefficient thermique n'est pas constant dans les tissus vivants, mais décroît quand la température augmente.

Snyder laisse en outre de côté, arbitrairement, les premières valeurs de la vitesse à 15° et 25°. Elles sont, dans ses tableaux : pour 15° : 20 m. 2 et 22 m. 3 et, pour 26°-25° : 43 m. 1 et

30 m. 8, c'est-à-dire beaucoup plus élevés que les nombres qu'il admet seuls : 18 et 25.

Si l'on admet, au contraire, une décroissance générale (soumise d'ailleurs à des oscillations) des vitesses avec le *temps*, ceci n'a rien que de parfaitement régulier, et l'on n'est pas contraint de rejeter ces valeurs initiales.

Snyder, d'ailleurs, une fois engagé dans cette voie d'explication, est obligé d'aller beaucoup plus loin : il admet jusqu'à 3 et même 4 espèces différentes de substances conductrices dans le nerf, parce qu'il trouve, à la même température, jusqu'à 3 ou 4 valeurs différentes de la vitesse.

Ainsi, le 17 déc. 1907, il trouve, à 30°, les vitesses : 70 ; 40 ; 30 et 20.

Ainsi, le 18 déc. 1907, il trouve à 30° les vitesses : 40 ; 30 ; 70.

Nous verrons plus loin (avec l'Escargot) qu'aux hautes températures il y a une chute brusque de la courbe des vitesses, suivie, quand la température n'est pas trop élevée, d'un brusque relèvement.

C'est dans l'expérience de Sydner du 17 décembre 1907, qui dure 30 heures, que l'on trouve 4 valeurs différentes.

CHAPITRE VI

Recherches quantitatives sur la vitesse de locomotion à diverses températures

Les expériences de Max Schultze, Engelmann, Pfeffer et Rossbach sur l'activité locomotrice des organismes unicellulaires ont été rapportées au chapitre III.

Les mouvements ciliaires et pulsatiles s'accélèrent à mesure que s'élève la température. Puis, au-dessus d'un certain degré thermique, on constate des altérations et un ralentissement des mouvements. Il y a un optimum de température pour la vitesse.

Un petit nombre d'expériences ont été faites sur d'autres animaux à sang froid pour rechercher l'influence de la température sur la vitesse de marche.

Les plus importantes sont celles de Hans Przibram et de Szymanski.

Les expériences de Hans Przibram (1909) ont été faites sur des *Mantes :* les unes ont porté sur des larves de *Mantis religiosa*, les autres sur des *Sphodromantis bioculata* adultes.

Les animaux étaient placés dans une petite boîte rectangulaire, fermée par un couvercle de verre. Le fond de la boîte, sur lequel ils se déplaçaient était également constitué par une lame de verre. Sur elle, était tracée une sorte d'échelle, divisée en millimètres. Une petite fenêtre, pratiquée à un bout de la boite, au-dessus de l'extrémité de l'échelle, laissait passer la lumière (fig 18). La boite, en outre, n'était pas horizontale, mais inclinée. Son inclinaison pouvait être variée à volonté, grâce à une sorte de cadran à crémaillère. Les ani-

maux, étant fortement phototropiques et en outre négativement géotropiques, se mouvaient en ligne droite vers la lucarne de la boîte, placée au-dessus de l'échelle, en haut de la pente. Il suffisait de lire le nombre de millimètres parcourus pendant un intervalle de temps indiquée par un chronomètre.



Fig. 18.

Les expériences ont été faites d'abord avec *Mantis religiosa*.

La distance parcourue (en millimètres) était lue, comme on l'a dit, sur l'échelle tracée sur le fond de la boîte On faisait 10 expériences consécutives à la même température, et on prenait la moyenne. Voici le tableau des mesures effectuées par Przibram (tableau X ; X.*a* et XI).

Tableau X

Expériences de vitesses de marche à différentes températures. Larves de Mante religieuse métamorphosée le 29 novembre 1905. Inclinaison de la boîte : 30°. Fond de verre. Lumière du jour diffuse.

Expérience n° 1. Animal : M.r. 53. Date : 30 novembre 1905. 10 h. à midi

Températ.	Chemin parcouru (en mm.)	Temps (en secondes)	Vitesse		Températ.	Chemin parcouru (en mm.)	Temps (en secondes)	Vitesse	
17°	160	36,8	4	Moyenne	37°	80	6	13	
	40	10,8	4			160	9,2	17	
	80	6,2	13			160	6	25	
	90	15,2	6			50	2,2	23	
	90	12,5	7			60	1,5	40	
	100	21	5	6,1		60	1,8	33	23,9
	50	19	3			150	5,8	24	
	80	13,6	6			100	6,8	18	
	60	8,8	7			130	5,2	25	
	90	15,8	6			60	2,2	21	
25°	160	18,8	9		27°	130	8,8	15	
	110	14,2	7			30	3	10	
	70	10	7			140	9,2	15	
	160	14,2	11			50	4,5	11	
	150	15,2	10			50	6	8	
	160	14,4	11	10,0		150	7,5	20	13,9
	120	15,2	8			150	9	17	
	150	8,5	18			140	8,2	16	
	90	11,5	8			110	13	9	
	150	14	11			140	8	18	
					19°	155	16,5	9	
						130	11	12	9,2
						40	5	8	
						140	16	8	

Tableau X (*suite*)

Désignation de l'animal en expérience : n° 2.
1er décembre 1905.

9 h. 15 à 9 h. 30			9 h. 40 à 9 h. 50			9 h. 55 à 10 h.			11 h. 20 à 11 h. 35			11 h. 40 à 11 h. 47		
θ	V (vitesse)		θ	V		θ	V		θ	V		θ	V	
17°	5		25°	11		37°	20		27°	14		17°	14	
	10			12			22			16			14	
	7			8			18			20			14	
	8			9			36			30			14	
	7	6,9		10	10,2		17	23,3		19	21,5		12	11,8
	8			8			17			20			10	
	6			10			19			20			11	
	6			10			30			25			12	
	6			9			36			14			6	
	6			15			18			37			11	

3 h. 20 à 3 h. 34			3 h. 55 à 4 h. 33			5 h. à 5 h. 10								
θ	V		θ	V		θ	V		θ	V		θ	V	
14°	7		10°	3		27°	19		27°	21	On a fait marcher l'animal sur une règle de bois.	25°5	26	L'animal a été laissé au chaud pendant toute la nuit du 1er au 2 déc.
	4			3			11			15			33	
	4			2			24			15			27	
	4			2	2,9		19			15			21	
	4	5,9		4			14	17,3		25	17,8		21	26,2
	6			3			14			20			23	
	8			3			18			12			22	
	8			Puis l'animal cesse de se déplacer tant qu'on le laisse à 10°.			19			22			31	
	7						17			19			21	
	7						16			14			37	

Tableau X *a*.

Expériences de marche à différentes températures. Sphodromantis bioculata. Dernière métamorphose : 21 février 1906. Inclinaison de la boîte 60°. Fond de verre. Lumière du jour diffuse.

Individu n° 0. 3 avril 1906.

11 h. à 11 h. 15			11 h. 30 à 11 h. 45			12 h. à 12 h. 25			4 h.			5 h. (?)		
θ	V		θ	V		θ	V		θ	V		θ	V	
17°5	17	moy. 11,6	26°5	24	18,4	37°	35	26	10°5	12	7,9	20°	17	14
	9			15			28			7			11	
	12			12			22			6			14	
	14			23			32			12			11	
	14			14			22			11			13	
	9			17		Conservé ensuite jusqu'à 4 heures à environ 18°.				7			11	
	11			26						5			16	
	6			21						5			16	
	12			11						9			15	
	12			21						5			16	

Tableau XI

Expériences de marche à diverses températures. *Sphodromantis bioculata.* Dernière mue : le 22 févrìer 1906. Inclinaison de la boîte à 60°. Fond de verre. Lumière diffuse.

Animal en expérience : 08.α. Le 23 février.

10 h. 15			10 h. 30		
θ	V		θ	V	
25°	42	40,5	12°	15	14,9
	25			12	
	42			20	
	50			16	
	45			16	
	58			12	
	35			12	
	28			9	
	22			18	
	58			19	

L'animal précédent, 08.α, a été ensuite décapité, à 10 h. 45, avec des ciseaux brûlants. Il fut pris alors de crampes rythmiques de la partie postérieure du corps. On a mesuré, dans ce qui suit, le temps nécessaire à 7 contractions, à diverses températures. L'inverse de la moyenne des nombres obtenus, multiplié par 100, est donné ci-dessous. Les vitesses ainsi fournies sont comparables.

Sphodromantis bioculata 08.α. Le 23 février 1906.

10 h. 45		11 h. 10		11 h. 30		12 h.-12 h. 15		12 h. 19	
θ	V	θ	V	θ	V	θ	V	θ	V
12°	20,7	23°	44,3	12°	28	12°	25,4	23°	42,7

Dans une expérience semblable, avec un autre animal, 08 γ, Przibram trouve : à 12°, V = 12,1 et à 23°, V = 23.

Przibram a calculé, d'après les différents tableaux de ses mesures, les coefficients de température suivants :

Désignation de l'animal	37°	Q_{10}	27°	Q_{10}	17°	Q_{10}	10°
Mantis religiosa n° 1.	23,9	1,7	13,9	2,3	6,1	—	—
Mantis religiosa n° 2.	23,3	1,6	14,6	2,1	6,9	3,4	2,9
	37°	Q_{10}	26°5	Q_{10}	17°5	Q_{10}	10°5
Sphodromantis bioculata n° 0.	26,0	1,4	18,4	1,8	11,6	2,1	7,9

On voit que le coefficient de température va sans cesse en décroissant à mesure que la température s'élève. Pour la Mante religieuse, sa valeur passe de 3,4 à 1,6 entre 10° et 37°.

Avec les *Sphodromantis* décapitées, la valeur du coefficient thermique entre 23° et 12° est : 1,9.

Remarques sur les expériences précédentes.

1° H. Przibram n'a pas poussé les expériences jusqu'aux températures où le phénomène s'inverse et où une augmen-

tation de température produit un ralentissement de la marche, puis des perturbations ;

2° Le coefficient de température, comme on vient de le voir, va en décroissant à mesure que la température s'élève. Il passe graduellement de 3,4 à 1,6 ;

3° Pour le but que se proposait Przibram, d'obtenir une vue d'ensemble de l'influence de la température sur la vitesse des mouvements, la méthode employée est suffisante. Mais, quand on tente d'approfondir le détail du phénomène et d'en formuler les lois, on peut lui reprocher un double défaut : d'abord, toutes les mesures à une même température, étant faites dans un intervalle de temps très court — un quart d'heure environ — on ne peut voir ainsi la variation de l'activité motrice au cours d'une longue période de temps. D'autre part, la moyenne elle-même noie les fluctuations de l'activité momentanée. Pour apercevoir les particularités du phénomène, il importe d'étaler les observations, de considérer chacune avec sa valeur individuelle, et non de les concentrer et de les fondre dans des moyennes ;

4° Après chaque passage d'une température à une autre, Przibram constate l'existence d'une période pendant laquelle les vitesses mesurées ont des valeurs anormales : elles sont toujours trop fortes ou toujours trop faibles : l'anomalie est systématique.

Elle tient à la persistance d'action des conditions thermiques antérieures, ou plutôt à la persistance de leurs effets. Il attend, pour faire état d'une nouvelle série de mesures, que celles-ci offrent des valeurs à peu près constantes. L'influence perturbatrice des conditions thermiques antérieures, dit Przibram, s'efface rapidement et celles-ci ne laissent plus aucune trace. On verra plus loin, dans le corps même du présent ouvrage, qu'il y a lieu de distinguer à ce sujet : les effets du froid sont peu durables, tandis que ceux du chaud persistent longtemps, d'autant plus longtemps que la température du milieu où a été placé l'animal était plus élevée et que le séjour a été plus prolongé. On aperçoit d'ailleurs le fait sur les nombres mêmes de Przibram.

Dans la seconde série d'expériences, par exemple — Mante religieuse, individu n° 2 — la persistance des effets des conditions antérieures est manifeste, et Przibram le reconnaît. Il écrit : « L'animal n° 2 donne presque les mêmes valeurs. En le faisant marcher tout d'abord à 17°, on trouve pour la vitesse : 6,9. Puis à 25° : 10,2 ; à 37° : 23,2. Ramené de cette haute température à 27° et sollicité *aussitôt* à marcher, sa vitesse se montre plus grande que précédemment pour une température approximativement la même, soit 21,5 (au lieu de 13,9). De même, à 17°, elle est de 11,8 (au lieu de 6,9). Après un séjour de plusieurs heures à 14°, la vitesse subit un nouvel affaissement : elle tombe au-dessous de sa valeur normale à 17° et n'est plus que de 5,9. A 10° elle s'abaisse à 2,9. Après une demi-heure de séjour à 27° la vitesse atteinte est de 17,3 ».

Ici, les valeurs différentes obtenues à la même température où à des températures très voisines, montrent bien l'influence des circonstances thermiques dans lesquelles s'est trouvé antérieurement placé l'animal, et, quand on maintient l'animal longtemps à la même température, l'influence de la durée de séjour.

On peut conclure de là qu'il faut étudier l'activité motrice d'un même animal pendant un temps très long à la même température, et éviter d'employer le même individu pour d'autres expériences faites à d'autres températures, avant un temps suffisant pour le ramener à peu près à son état initial.

Enfin, tant que les animaux n'ont pas été portés antérieurement à des températures élevées les vitesses sont à très peu près les mêmes, aux mêmes températures, pour la Mante n° 1 et n° 2.

Les différences individuelles sont peu considérables Elles sont beaucoup plus accentuées, au contraire, quand on ramène l'animal du chaud au froid.

Expériences de Szymanski.

Szymanski (1911) a mesuré, à diverses températures, la vitesse de marche de Fourmis *(Formica rufa)*. Il mesurait, *en*

secondes, le temps employé par les fourmis pour parcourir 10 centimètres.

Les mesures ont toutes été faites sur la même partie d'un « chemin de fourmis », et à la même heure de la journée (10 h. 1/2 du matin). Le tableau suivant donne les résultats :

Numéro de l'expérience	Température C	État météorologique	Direction : s'éloignant du nid	Direction : vers le nid
1	11°2	Orage	10sec06	—
2	11°2	Pluie fine	5 42	6sec58
3	11°8	Vent. Couvert	4 36	4 19
4	12°5	» »	3 45	3 71
5	14°3	Vent. Soleil	2 71	2 11
6	16°2	» »	2 80	—
7	16°2	» »	2 50	—
8	16°2	» »	2 60	2 33
9	17°5	» »	1 78	2 58
10	18°1	Vent. Couvert	3 22	—
11	18°7	Vent. Temps serein	3 13	—
12	18°7	Temps serein	2 87	1 88
13	20°0	» »	1 60	1 72
14	23°7	Vent. Temps serein	2 34	—

Szymanski tire de ses expériences la conclusion que la vitesse de marche obéit à la règle de Van' t Hoff. Il trouve les coefficients thermiques suivants :

N° 3 et n° 13 : $Q_{10} = 2,8$;
N° 3 et n° 14 : $Q_{10} = 1,4$;
N° 4 et n° 13 : $Q_{10} = 3,0$;
N° 4 et n° 14 : $Q_{10} = 1,2$.

KARL PRZIBRAM, récemment, dans un autre ordres d'idées, a trouvé que les *Infusoires* obéissent à une loi physique énoncée par Einstein. A une température donnée, pendant un intervalle de temps t, le carré λ^2 du déplacement moyen λ, est proportionnel à la durée de cet intervalle. Les Infusoires, placés dans un *milieu homogène*, et *non soumis à une cause artificielle d'excitation*, obéissent à cette loi, énoncée par Einstein pour les molécules.

Karl Przibram en conclut que les chocs moléculaires, dus aux mouvements browniens — et fonctions de la température — sont des excitations qui occasionnent les mouvements « désordonnés » des Infusoires.

Cette cause explicative ne paraît pas pouvoir être étendue aux animaux de dimensions visibles.

LIVRE II

SECTION III

OBSERVATIONS QUALITATIVES PRÉLIMINAIRES DES EFFETS DE LA CHALEUR ET DU FROID SUR L'ACTIVITÉ DES ANIMAUX MARINS APPARTENANT A DIVERSES CLASSES D'INVERTÉBRÉS

[L'oxygène restant bien moins en dissolution dans l'eau chaude que dans l'eau froide, on a eu soin, dans *toutes* les expériences à haute température, de maintenir le taux d'oxygène dissous à sa valeur normale, en faisant barbotter un courant d'air amené par un souffleur à eau, convenablement réglé.

Les dosages d'oxygène ont donné, dans ces conditions, les résultats suivants :

A 28°, sous la pression atmosphérique de 76 cm. 9 de mercure 11 mmgr. 3 par litre d'eau de mer ;

A 15°, sous la pression atmosphérique de 76 cm. 9 de mercure 12 mmgr. 0 par litre d'eau de mer, différence négligeable].

ANÉMONES (*Sagartia parasitica*) (Johnson, Gosse[1])

Cette Actinie vit, en général, fixée sur les coquilles habitées par des Pagures, ou même sur des coquilles vides. Au labora-

(1) Johnson : éd. 1861, page 299 ; éd. 1862, page 178. Gosse : *Brit. Sea Anemones*, p. 112, pl. II, fig. 6.

toire d'Arcachon, on la trouve également fixée sur le fond en ciment des réservoirs.

1° *Hautes températures : de 34° à 30°.*

A *34°*, les Sagartia meurent en quelques heures.

Dès le début, sous l'action de la variation thermique brusque (de 17° à 34°), les Actinies se ferment. Elles restent ensuite obstinément fermées pendant toute la durée de l'expérience et meurent dans le même état. Il est difficile d'apprécier la durée de survie de ces animaux fermés et ne réagissent pas au contact. Il y a sans doute aussi des différences individuelles. Toutefois, ayant retiré, au bout de 4 heures environ, deux Anémones du bain à 34°, pour les placer dans l'eau à 17° (température normale ce jour-là), l'une d'elles s'est encore épanouie, mais elle demeurait absolument insensible au contact d'une tige de verre. Vivait-elle encore ? Les autres, remises à 17°, au bout de 5 h. 30, ne vivaient plus.

A *32°*, on observe encore les mêmes phénomènes, mais atténués. Les animaux se contractent sous le choc de variation thermique et cet état subsiste. Cependant, au bout de 1 h. 15, ils ne sont plus qu'à demi-fermés. La sensibilité est très diminuée. Au bout de 3 h. 30, les Sagartia (au nombre de huit) ne présentaient plus aucune réaction en réponse aux excitants.

2° *De 30° à 25° :*

Il y a un phénomène très frappant, observé chez toutes les Sagartia placées dans l'eau à 30°, à 28° ou à 26° : elles présentent de *lents mouvements alternatifs d'ouverture et de fermeture.* Ces mouvements semblent témoigner un état de malaise : ils sont sans rapport avec les conditions extérieures. Leur lenteur est d'autant plus grande que la température est plus élevée. Ainsi à 26°, j'ai trouvé les périodes variant de 10 à 30 minutes ; à 30°, les périodes allaient de 15 à 45 minutes.

D'autre part, la sensibilité est diminuée, à en juger du moins par la réaction de l'animal au contact d'une tige de bois. On constate aussi chez une même Actinie, à une même tempéra-

ture, *des variations de la sensibilité et de l'activité motrice spontanée*, au cours du temps. Enfin, on voit parfois l'adaptation aux nouvelles conditions se faire au bout d'un temps plus ou moins long.

Voici le résumé de quelques observations aux températures de 30°, 28° et 26°.

30° : 4 octobre. L'Anémone s'épanouit et se referme avec une extrême lenteur.

30° : 9 octobre. Les animaux (trois individus) restent longtemps fermés : 1 h. 15 au moins. Puis, lents mouvements alternatifs d'ouverture et de fermeture, qui paraissent le signe d'un état de malaise; ils ne constituent plus les relations de l'animal avec les corps et les phénomènes extérieurs.

Sensibilité affaiblie.

Plus tard, l'*adaptation* se produit peu à peu et l'état physiologique redevient meilleur.

Certains individus (Anémone B) résistent plus longtemps aux influences nocives. Ils parcourent plus tard la même série d'états physiologiques que les autres.

Exemple : Sagartia B (mise à 30° à 10 h. 50).

Temps	Activité motrice	Sensibilité
De 10 h. 50 à midi	Fermée.	
Midi	Commence à s'ouvrir.	
Jusqu'à 4 h. 15	Epanouie.	Sensibilité bonne.
4 h. 18		Sensibilité affaiblie.
5 h. 30	Mouvements d'ouverture et de fermeture.	

Ces mouvements d'ouverture et de fermeture avaient commencé chez l'Anémone A à 3 h. 15. B a donc 2 h. 15 de retard sur A.

Oscillations de l'état physiologique (activité motrice et sensibilité) au cours du temps.

Exemple : Anémone A (mise à 10 h. 50).

Temps	Activité motrice	Sensibilité
—	—	—
10 h. 50 à Midi	Fermée. Immobilité.	
Midi à 2 h.	Lent épanouissement.	Bonne.
3 h. 15	Mouvements d'ouverture et de fermeture.	Affaiblie.
3 h. 30	Epanouie.	Presque nulle.
4 h. 15	Gonflement.	Un peu meilleure.
4 h. 48	Id.	Meilleure.
5 heures	Inertie presque totale.	Presque nulle.
5 h. 50		Légère amélioration.
6 h. 10	Inertie moindre.	

Remarque. — Si l'on laisse redescendre la température après une heure ou deux, jusqu'à 24° ou 25°, la sensibilité redevient excellente. D'une façon générale, un arrêt dans les conditions modificatrices permet à l'organisme de se ressaisir, de résister et de se rapprocher de son état physiologique normal.

28° : 3 octobre. Transportées brusquement à 28°, les Anémones prises à 20° s'épanouissent partiellement ou totalement. Alternatives de fermeture et d'ouverture.

Malaise.

La sensibilité est diminuée.

28° : 8 octobre. Toujours mouvements lents d'ouverture et de fermeture. Malaise.

26° : 3 octobre. Un certain nombre présentent des alternatives (période variable de dix à trente minutes) d'ouverture et de fermeture.

Malaise léger.

26° : 13 octobre. S'entr'ouvent presque tout de suite. Largement épanouies. Etat normal, sensibilité bonne. Adaptation.

En somme, c'est vers 25° ou 26° que se trouve placée la limite des influences néfastes.

Températures moyennes :

A 24°, je trouve les Anémones largement épanouies et présentant une bonne sensibilité. L'état normal est persistant. A partir de cette température, il y a une large zone thermi-

que dans laquelle les Sagartia conservent un excellent état physiologique. J'ai observé le même état, qu'on peut appeler *normal*, à 24°, à 20°5, 18°, 16°. Les Actinies restent immobiles, largement ouvertes en général (parfois fermées), pendant de longues heures. La journée se passe sans qu'on constate de mouvements. Mais leur sensibilité est très fine : au moindre attouchement sur les tentacules, l'animal se ferme brusquement.

C'est cette sensibilité très bonne qui distingue l'état physiologique normal de celui dans lequel se trouve l'Anémone quand la température devient très basse.

Basses températures :

Je n'ai pas de données sur ce qui se passe entre les températures moyennes et basses (par exemple entre 15° et 4°).

A *3°* et à *2°*, on constate que les Anémones, d'abord fermées, s'ouvrent largement et restent ensuite indéfiniment dans cet état. Mais leur sensibilité (jugée par la réaction à un contact) est excessivement diminuée. Une Sagartia témoin, bien ouverte, placée dans un bocal à 20°, se referme totalement et rapidement quand on la touche à l'intérieur de la couronne de tentacules, tandis qu'à 2° ou 3°, sous l'action d'un contact *plus fort*, l'animal ne réagit pas du tout.

BERNARD L'ERMITE (*Eupagurus Bernhardus*. L.)

Ces petits Crustacés, très agiles et très sensibles, avec leur mimique expressive et mobile, leurs attitudes variées, constituent, ainsi que les Seiches, des animaux de choix pour l'étude de l'activité motrice. Il est bon cependant de ne pas commencer cette étude sur eux. Les animaux à réactions plus simples, Anémones ou Annélides, par exemple, laissent mieux voir les grandes lignes du phénomène. Plus tard, en possession de ce fil d'Ariane, on risquera moins de s'égarer dans la jungle des réactions complexes et délicates des animaux supérieurs ; elles serviront à compléter, à enrichir l'esquisse un peu fruste qu'on avait tracée tout d'abord.

Il a été fait sur les Bernards deux séries d'expériences : l'une au début, l'autre à la fin d'octobre.

1° *Températures élevées* :

Voici, esquissée à grands traits, la série des phénomènes qui se déroulent :

Tout d'abord, l'animal présente une grande agitation. Puis, survient une phase d'immobilité. Suivant les températures, le Bernard est stupéfié, abattu ou simplement calme. Ensuite, toujours selon la température, le Pagure témoigne un état de malaise violent ou léger ou bien, au contraire, il commence à s'adapter. Enfin, on observe ou la mort (hautes températures) ou une diminution de l'activité et de la sensibilité (températures intermédiaires), ou un rétablissement des fonctions normales (températures voisines de la normale).

Complétons à présent, à l'aide des observations particulières, réelles et concrètes, l'histoire du comportement des Pagures aux diverses températures.

A *30°*, les Pagures meurent en une heure environ.

Que se passe-t-il dans cet intervalle ?

Au moment du changement brusque de température, ils se recroquevillent. Puis ils présentent une agitation extrême, ils sortent de leur coquille, y rentrent de nouveau, en ressortent et continuent à s'agiter. Après quelques alternatives de mouvements et d'immobilité (qui peuvent faire défaut), ils restent immobiles, stupéfiés. Ensuite, ils sortent entièrement de leur coquille et tombent sur le dos. Quelques petits mouvements encore, de temps en temps, réactions suprêmes de l'organisme sous l'action des phénomènes morbides produits par les conditions destructives. Enfin, la mort au bout d'une heure environ. Un fait accessoire à signaler en passant : les animaux retirés au bout d'un quart d'heure et ramenés à la température ordinaire survivent. Si on les plonge brusquement dans l'eau à 20°, ils restent longtemps en état de contracture et de stupéfaction. Un court séjour à l'air, au contriare, favorise beaucoup leur rétablissement.

A *28°*, ce sont encore les mêmes aspects : le Bernard d'abord

se recroqueville, puis, une minute plus tard, s'agite, inquiet. Seulement il ne meurt pas aussi rapidement qu'à 30°. Au bout de 1 h. 30, j'ai constaté qu'il était encore bien vivant (l'observation n'a pas été poussée plus loin ce jour-là).

Les actes biologiques ont déjà bien changé à 27°. On a descendu un échelon. Je vais rapporter ici, avec quelques détails, une observation faite le 31 octobre, à cause d'un fait important qui s'y trouve mis en lumière, fait que j'ai retrouvé fréquemment au cours de mes expériences : je veux parler de l'oscillation spontanée que présentent l'activité motrice et la sensibilité d'un même individu au cours du temps.

Trois Bernards A, B, C, pris dans un réservoir à 15° sont plongés dans une cuve à 27°, à 3 h. 30.

Après une courte période d'agitation de trois minutes, vient une phase de calme plat. A 3 h. 45, je tente une expérience : je place les trois Bernards sur le dos. A la température ordinaire, ces petits animaux, agiles, vifs, se remettent aussitôt sur leurs pattes. Ici, au contraire, ils restent sur le dos. Il y a une certaine inertie motrice, une sorte de paralysie commençante. Au bout d'un quart d'heure, A et B se sont redressés. C ne se remet sur ses pattes qu'au bout de trois quarts d'heure seulement. Les animaux demeurent ensuite immobiles tous les trois, C recroquevillé, A et B remuant parfois les pattes sans marcher. A 5 h. 05, je remets C sur le dos : cette fois il se remet presque aussitôt sur ses pattes B également. A conserve, au contraire, bien plus longtemps sa position. En effet, à 5 h. 15, A est encore sur le dos : il en est encore ainsi à 5 h. 25. Ce n'est qu'à 5 h. 35 qu'il se relève, avec des mouvements lents et saccadés. On voit ici les oscillations de l'activité d'un même individu. L'activité d'ailleurs est faible chez tous les trois, celle de B meilleure que celle des deux autres. La sensibilité est bonne.

A partir de 5 h. 30, l'activité et la sensibilité sont fortement diminuées chez tous. B, le plus actif, ne rentre plus dans sa coquille quand on le touche. Dans le rapport d'une autre expérience faite la veille (30 octobre), à cette même température de 27°, je lis : « L'état de tous, toute la journée, est très nor-

mal. Ils ne sont pas engourdis et réagissent bien. L'activité est bonne ». Il y a contradiction entre les deux séries d'observations. Que s'est-il donc passé ? Ceci : le 30 octobre, en mon absence, de midi à trois heures, la température était tombée à 19°. Cet abaissement de température avait permis aux animaux de reprendre vie et résister mieux aux conditions nocives avec lesquelles ils furent aux prises, quand je rétablis plus tard la température initiale de 27°.

A *25°*, on descend une nouvelle marche. L'agitation initiale a disparu (du moins chez les individus que j'ai étudiés). Les uns tout de suite marchent un peu et se lissent les antennes, les autres demeurent quelque temps cachés dans leur coquille, puis finissent par en sortir. Chez tous, l'état demeure très calme : les animaux ne marchent guère ; ils remuent de temps en temps pinces ou pattes, mais sans se déplacer. Comparés aux témoins à 15°, ils sont moins actifs. La vie de relation d'ailleurs est intacte. Ils sont attentifs à ce qui se passe autour d'eux. Une Annélide (*Nereilepas fucata*) tentant de pénétrer dans la coquille d'un des Bernards, celui-ci se défend très adroitement pendant très longtemps, car la Nereis est obstinée. Il la saisit plusieurs fois avec ses pinces et la retient loin de lui. Il finit par la rompre en trois tronçons. Enfin, au bout de 7 h. 30, on constate une véritable adaptation. Les Bernards à 25° se comportent comme les témoins. « Ils sont plus vivants, plus actifs, à mesure que la journée s'avance. »

Ainsi, la température de 25° ne paraît déjà plus nocive. Elle produit seulement pendant quelques heures une légère torpeur.

Au-dessous de 25°, on trouve la zone des conditions normales.

Températures moyennes :

A *21°*, j'observe, le 29 octobre, sur trois Bernards (deux petits et un gros), une suractivité pendant une heure. Les animaux se démènent, se battent. Puis tous se calment et restent ainsi jusqu'au soir. Les réactions aux excitants restent

toujours bonnes. *La température normale ce jour-là était de 14° seulement.*

A *22°, 21°, 20°, 19°* [1], *15° et 14°* [2], je trouve le même comportement (sauf quelques légères variantes individuelles). Les Pagures marchent, se battent, choquent leur coquille contre la paroi du bocal. Ceci se prolonge toute la journée, entrecoupé de périodes de calme. Pas d'amoindrissement de l'activité avec le temps.

La sensibilité des animaux et leur vie sensorielle de relation est excellente. Approche-t-on brusquement la tête de leur cuve, on les voit aussitôt fuir, ou bien rentrer vivement dans leur coquille, ou simplement, quand ils sont plus habitués ou moins peureux, esquisser le geste de rentrer, sans le parachever.

J'ai maintes fois observé avec curiosité l'influence de la grandeur de la cuve où ils sont renfermés sur l'humeur batailleuse des Bernards-l'Ermite ou sur les manifestations de cette humeur. Si l'on met trois ou quatre Bernards dans un grand cristallisoir, ces petits Crustacés demeurent paisibles, marchent de temps en temps, s'arrêtent, repartent. Quand ils se rencontrent, en général ils s'évitent, l'un s'écartant pour céder la place à l'autre.

Dans une cuve moyenne, les rencontres sont plus fréquentes et les batailles aussi.

Mais enferme-t-on les trois ou quatre Pagures dans une toute petite cuve où ils sont presque constamment en contact les uns avec les autres, on les voit se chamailler et se battre continuellement, se saisir les pinces, se poursuivre, se menacer. Dans la journée ils ne restent pas cinq minutes consécutives en repos et l'on entend à tout instant le bruit de leur coquille qui heurte et fait sonner les parois de leur cuve.

Basses températures :

Les faits sont très complexes. Sur la série principale des phénomènes, formant en quelque sorte le tronc de l'arbre,

[1] Pour une température normale de l'eau de 19 à 20° (début d'octobre).
[2] Pour une température normale de l'eau de 14 à 16° (fin d'octobre).

viennent s'insérer des séries secondaires, maîtresses branches qui masquent souvent la vue de l'arbre. Tels sont les phénomènes d'agitation, réactions automatiques réflexes de l'animal aux conditions hostiles. Il y a, en outre, des différences individuelles. Enfin il faut considérer non seulement la température absolue à laquelle est placé l'animal, mais la différence entre celle-ci et la température normale de l'eau dans la journée, et certainement aussi l'époque saisonnière.

Le comportement du Bernard est *fonction du temps depuis lequel l'animal se trouve à basse température*. Je vais d'abord décrire l'aspect des réactions des Pagures lorsqu'ils sont complètement sous l'action du froid, au bout d'un temps assez long, et que l'écart entre la température du bain et celles du bassin où ils vivaient avant l'expérience, est assez considérable (10° au minimum). Je donnerai ensuite des détails sur la période du régime variable pendant laquelle l'animal lutte contre les conditions hostiles du milieu.

D'abord, on s'aperçoit tout de suite que l'activité est amoindrie. Tandis que les témoins s'agitent, marchent, se battent, les Bernards refroidis demeurent assez tranquilles. Il ne sont pas inertes, mais on remarque une grande lenteur des mouvements. Ce qui frappe surtout, c'est que ces mouvements sont tremblés, fractionnés, incertains. Voici quelques notes prises sur le vif :

« 5 h. 45. $\theta = 11°$: L'un d'eux (un des Bernards) fait quelques mouvements parfois. Ceux-ci sont fractionnés, tremblés. Ils rappellent ceux d'un vieillard...

« 6 h. 15 : ... A présent quelques commencements de mouvements tremblés.

« 6 h. 35 : 1 et 2 (ce sont les noms des Bernards) remuent. Les mouvements sont généralement lents, tâtonnants. Parfois cependant un mouvement brusque et de courte durée, plutôt une secousse.

« Il y a une véritable *incoordination motrice.* »

Ici encore, je ne puis mieux faire que de citer textuellement le compte rendu d'une expérience que j'ai faite le 4 octobre, car elle est plus frappante pour l'esprit qu'une description

abstraite : « J'ai mis à l'instant dans le bocal une pince de Pagure mort. Les Bernards 1 et 2, avec leur petite pince, font le geste de saisir quelque chose et de le porter à leur bouche. Mais ils ne portent rien. Un peu plus tard, 1 avait saisi le morceau par hasard et, l'ayant porté à ses mâchoires, l'a laissé retomber. Il l'a saisi une autre fois et l'a encore porté à sa bouche, puis laissé retomber encore. Il n'a pu le retrouver et a continué le simulacre de porter des aliments à sa bouche. 2 a attrapé une patte de 1 et cherche à l'attirer vers ses mâchoires.

« Il semble que les mouvements soient incertains et mal coordonnés. 1 porte toujours à sa bouche, avec sa pince, quoi ? Rien. A côté de lui gît le morceau de pince.

« 1 vient de trouver par hasard le morceau de nourriture. Il fait un grand mouvement pour l'apporter à sa bouche, mais reste ainsi, la pince étendue, tenant le morceau. Puis l'aliment tombe. »

Plus tard, un engourdissement progressif envahit l'animal : « Mis sur le dos, il essaye de se relever, mais sans énergie et n'y parvient pas. Il reste dans cette position. De temps en temps, petits mouvements saccadés. Avec le temps, les mouvements deviennent plus rares, plus lents, de moindre amplitude. L'immobilité gagne. Les mouvements spasmodiques, rythmiques, des extrémités persistent les derniers. »

Quel est l'état de la sensibilité pendant ce temps ? La sensibilité est faible, le seuil en est élevé. Il y a, de plus, un retard dans la réaction. A une excitation assez forte pour être perçue, le Pagure ne répond pas tout de suite : quelques secondes s'écoulent avant que le mouvement ne commence. Plus tard, les réactions deviennent presque nulles. Il arrive, dans certains cas, qu'au bout d'un temps assez long une recrudescence d'activité et de sensibilité se manifeste. Le Pagure s'adapte aux conditions qui lui sont faites Je ne sais si cette adaptation persisterait indéfiniment.

Examinons maintenant comment les animaux se comportent, avant d'être complètement sous l'empire du froid, dans les premières heures, quand l'abaissement thermique n'est

que de 4 à 7° au-dessous de la normale et qu'on laisse ensuite la température décroître graduellement. Pendant quelques minutes, le Pagure, comme à température élevée, manifeste une grande agitation. Il marche rapidement, s'accroche au thermomètre (28 octobre, $\theta = 8°$; température normale, 15°), tente de grimper aux parois de la cuve (30 octobre, $\theta = 11°$; température normale, 15°). Puis il se calme, tout en continuant à remuer doucement pendant un certain temps (1 heure le 28 octobre pour un abaissement de 7° ; 3 h. 30 le 30 octobre pour un abaissement de 4°). On le voit surtout agiter les pattes et les antennes, parfois faire quelques pas ou rentrer dans sa coquille. La sensibilité est encore très bonne. Certains animaux sont encore effrayés par l'approche de l'observateur.

Si on laisse la température constante, les Bernards s'immobilisent de plus en plus. Mais si, après quelques heures, on laisse la température tomber, on constate un curieux phénomène : une légère variation thermique dans le sens opposé aux conditions normales produit une recrudescence d'activité aussi bien qu'un relèvement de la sensibilité. Ceci fut constaté dans tous les cas. En voici un exemple précis :

Le 28 octobre, la température normale de l'eau était 14°. A 6°5, au bout d'un certain temps de séjour, immobilité, rares moments d'effroi de l'animal. A 6°, « l'un des Bernards semble reprendre un peu d'activité. Il se met à marcher, fait plusieurs fois la traversée de sa cuve et redevient peureux et sensible au moindre choc. Pour un rien il se roule en boule, puis ressort et marche de nouveau. L'autre également paraît moins inerte que tantôt ». Bientôt ils se calment. Le 30 octobre, je note encore, au moment où je laisse tomber la température, une recrudescence d'activité et de sensibilité des deux Bernards. Tous deux sont plus peureux à l'approche.

L'organisme réagit à l'excitation que cause toute variation dans le sens des conditions novices. Nous le verrons d'une façon bien plus frappante encore avec les Seiches.

Un autre phénomène inattendu, qui ne peut manquer d'attirer l'attention, se produit pendant cette période de régime variable : c'est une interversion de l'activité relative des ani-

maux en expérience. Dans un cristallisoir sont deux Bernards : l'un s'est toujours montré plus agile, plus remuant, plus sensible aux excitations que l'autre. Brusquement, à partir d'une certaine température, une inversion se produit : le Pagure le plus actif devient le plus inerte ; le plus engourdi devient le plus remuant et le plus sensible. Exemple : le 29 octobre, de 10 h. 30 du matin à 5 heures du soir, l'un des Bernards A était demeuré constamment plus éveillé, plus remuant, de sensibilité plus fine que l'autre B. La température pendant la journée était lentement tombée de 9° à 3°. Brusquement, à 3° (5 heures du soir), se produit une inversion remarquable de l'état physiologique des deux animaux. « 5 h. 30 : Le plus inerte des deux est à présent le plus actif. Il a réussi à se retourner seul (après avoir été mis sur le dos) et il remue les pattes. L'autre est roulé dans sa coquille et inerte à son tour.

« A 2°, la même activité et sensibilité relative (réaction faible au contact) subsistent chez B ; le même engourdissement et la même inertie chez A. »

Même interversion dans une autre expérience le 30 octobre. « Celui qui était au début le moins actif des deux fait à présent plusieurs fois le tour de sa cuve, s'accroche au thermomètre, se remet rapidement sur ses pattes quand on le met sur le dos. Les mouvements de l'autre sont plus lents. »

Plus tard, on retombe sur les phénomènes que j'ai décrits au commencement : lenteur des mouvements, incoordination motrice, engourdissement, abolition presque complète de la sensibilité, retard dans les réactions.

Tandis que les fonctions de la vie de relation sont fortement atteintes et comme suspendues à la longue par le froid, les fonctions de la vie végétative, telles que la respiration, paraissent indemnes. Les Pagures continuent à respirer normalement, à agiter leurs scaphognatites. On peut laisser les Pagures longtemps au froid (par exemple vingt-quatre heures), leur vie ne paraît pas en souffrir. Remis ensuite, souvent même sans précautions, à la température normale de 15 à 18°, les animaux reprennent rapidement leur activité première et leur

train de vie habituel, sans paraître avoir souffert de leur long séjour au froid. Il y a une véritable réversibilité de l'action du froid.

SEICHES (*Sepia officinalis*) (Linné)

Les Céphalopodes, animaux dont le système nerveux est très différencié, sont très sensibles aux variations physiques et chimiques du milieu. Ils expriment d'ailleurs par des réactions variées, par une mimique fort expressive, les perturbations de leur état physiologique. L'étude de leur comportement aux diverses températures, et à chaque température au cours du temps, laisse apercevoir plusieurs faits biologiques importants. Tandis que les autres Invertébrés sur lesquels ont porté les expériences perdaient peu à peu leur activité et leur sensibilité à mesure que s'accentuait le refroidissement du milieu et finissaient par tomber dans un engourdissement complet d'où l'on pouvait d'ailleurs les tirer, les Seiches meurent brusquement à une température fixe. J'ai suivi les péripéties de l'activité vitale depuis 28° jusqu'à cette température fatidique de 8° où les animaux succombent en quelques instants.

Températures élevées :

A *28°*, les Seiches (adaptées à la température de 16° à 17°) meurent au bout d'une heure environ. Cependant, en renouvelant très souvent leur eau, on pourrait sans doute prolonger un peu leur existance. Je reviendrai un peu plus loin sur ce point.

Voici la suite des réactions observées :

Seiche mise à 9 h. 53 dans une cuve à 28°, le 16 octobre ; température normale : 16 à 17° (suivant les heures de la journée).

Au début, agitation assez forte, due à la brusquerie de la variation thermique de (16° à 28°).

Puis, calme.

Ensuite, on observe des phases alternantes d'agitation et de

calme : les mouvements sont violents, rarement lents. La Seiche semble chercher à échapper à la cause oppressive. « 10 h. 30 : L'animal semble se démener contre l'invisible ennemi qui l'étreint et la gêne. Prompts mouvements de recul assez fréquents. »

Puis l'activité s'affaisse. Légère prostration.

« 10 h. 37 : La Seiche paraît plus indifférente à l'approche et aux contacts. »

Cinquante minutes après le début : inertie. Indifférence complète à l'approche et aux contacts (10 h. 45).

Un peu plus tard (10 h. 55), elle réagit à un contact, mais il y a un retard très marqué de la réaction : elle n'a lieu que cinq secondes après l'excitation.

Quelques mouvements spasmodiques et quelques mouvements brusques. Puis les mouvements de la respiration se ralentissent et enfin cessent. La mort est survenue en 1 h. 13 minutes.

26° : 22 octobre (température normale : 16°5) ; 23 octobre (température normale : 14°).

Agitation violente : nagent continuellement. Les Seiches se tiennent dans une *attitude défensive* : l'une ploie et déploie ses bras, change de couleur, se tourne et se retourne ; l'autre « a dressé deux bras en l'air et reste dans cette attitude combative. »

La respiration est haletante. Je compte 100 battements respiratoires le 22 octobre (Seiche petite), 82 et 87 le 23 octobre (Seiche moyenne). Les témoins en ont 58. Il y a donc une véritable accélération de la fonction. Sensibilité faible. Les mouvements saccadés durent un quart d'heure environ (10 à 20 minutes) ; puis l'animal se calme. L'activité motrice et sensitive sont diminuées. La Seiche ne s'enfuit plus quand on la touche. L'oppression est de plus en plus grande et les réactions au contact presques nulles.

A cette température de 26°, l'animal finit par mourir au bout d'un temps plus ou moins long. C'est ce qui a lieu le 22 octobre avec une Seiche petite et dont l'eau n'avait pas été renouvelée. Mais, ayant été obligé, ce jour-là, d'abandonner

mon expérience de bonne heure, je ne sais ce qui s'est passé en mon absence. Le non-renouvellement de l'eau introduit d'ailleurs une cause d'erreur dont il sera parlé dans un instant. Il m'a paru, dans mes recherches, que les animaux petits étaient plus fragiles, plus sensibles aux agents physiques que les gros animaux de la même espèce. Ceci s'explique assez bien rationnellement. Outre que la chaleur ou le froid atteignent plus difficilement les tissus profonds, en particulier, les ganglions nerveux des gros individus, ceux-ci disposent de moyens de défense plus puissants et plus efficaces que les petits, car leur corps et leurs organes varient comme le cube de leur dimension linéaire, alors que la surface d'attaque ne varie que comme le carré de ces dimensions.

L'expérience du 23 octobre a donné lieu à d'autres observations. La température était tombée à 23°, par accident, le gaz s'étant éteint. A mon retour, la Seiche, qui, à midi, était tombée au fond de sa cuve et ne réagissait plus guère, présentait un état plus actif. Elle avait repris son attitude offensive, tenait deux bras dressés et les autres déployés. En faisant l'épreuve de sa sensibilité, je trouvai une réaction très forte au contact, alors qu'à midi elle était presque nulle. Ainsi — et ce fait, je l'ai constaté bien des fois — un retour momentané vers les conditions normales permet à l'organisme de se ressaisir, de se préparer à une résistance plus efficace contre les actions pernicieuses et de survivre parfois là où, sans cette trêve, il aurait succombé. Je rétablis la température à 26° (2 h. 54). L'engourdissement reparaît. Il est complet. La Seiche se laisse déplacer sans réagir. Deux des bras, pourtant, restent dressés. A 4 h. 05, l'inertie persiste. Il en est de même à 4 h. 55, 5 h. 25. Pourtant il y a, de temps en temps, quelques mouvements saccadés. « L'état mauvais s'accentue ». A 5 h. 45, encore des mouvements saccadés, puis l'agitation recommence. La Seiche se déplace continuellement. Il y a à ce moment une variation intéressante de l'activité, qui remonte brusquement. La respiration s'accélère : je compte 100 battements à la minute. « Depuis ce matin, j'ai changé l'eau de la cuve quatre fois : elle était toujours chargée d'excrétions et fort

souillée. Je la change une cinquième fois. La Seiche paraît mieux. »

L'importance de ce renouvellement de l'eau de la cuve aux températures supérieures à la moyenne apparaît considérable. Il ne suffit pas de maintenir constante l'aération de l'eau où vivent des animaux en y faisant barboter un courant d'air, comme je l'ai toujours pratiqué. La Seiche émet d'autant plus de produits d'excrétion que le bain est plus chaud et ces produits, d'autre part, sont d'autant plus toxiques que la température est plus élevée. La même chose a lieu d'ailleurs pour les animaux aériens vivant dans un milieu confiné et chaud [1]. Il importe donc beaucoup, pour étudier l'action de la chaleur seule, de changer souvent l'eau des animaux en expérience (cette eau étant, bien entendu, portée d'avance à la température voulue). On arrive à les faire vivre à un degré thermique où autrement ils succomberaient rapidement.

Après le cinquième changement d'eau (6 h. 05), l'animal a l'air mieux portant ; il nage, ouvre et ferme les yeux. L'animation d'ailleurs continue. « L'inertie est bien moindre. La bête s'enfuie maintenant quand on l'approche. » A 6 h. 10, l'animal continue a être agité et à faire des mouvements assez violents quand on le touche. Il ne s'enfuit plus à l'approche. A 6 h. 40, la sensibilité redevient très faible. La Seiche se laisse de nouveau toucher sans réagir. Elle continue à ouvrir et à fermer les yeux. En un mot, il y a des oscillations bien marquées de l'activité et de la sensibilité. A 7 heures, remis à la température normale, l'animal reprend vie presque immédiatement.

Les variations du comportement sont très rapides aux températures élevées. Ceci m'oblige à donner, pour chaque température, des indications détaillées et à suivre pas à pas les degrés thermiques, au risque de quelques redites. Aux températures moyennes, au contraire, il n'y a pas de changements appréciables, sur de larges intervalles.

A 28°, les Seiches meurent rapidement ; à 26°, il peut être

(1) H. Henriet, Les causes et le mécanisme de l'altération de l'air confiné. *Revue générale des Sciences*, 30 juin 1907, p. 498.

possible, avec des précautions, de les maintenir vivantes une journée, du moins les adultes.

A *25°* et *24°*, les Seiches survivent toutes. L'agitation du début est très courte (une demi-minute), ou même fait complètement défaut. Après une période de calme où l'animal réagit bien au contact, on voit l'agitation commencer : brusques mouvements de recul, manteau fréquemment agité sur ses bords. Les bras sont dressés, prêts à l'attaque. La respiration s'accélère ; je compte une fois (20 octobre, 24°) 94, une autre fois (21 octobre, 25°) 100. Le Céphalopode manifeste un véritable malaise et la respiration est *irrégulière*. Le 25 octobre ($\theta = 25°$), je compte, à quelques minutes d'intervalles, 77 battements respiratoires à la minute, puis 121, puis 100. De temps à autre, la respiration s'arrête. Dans les heures suivantes, on observe une oscillation périodique de l'activité motrice et de la sensibilité : les phases d'agitation et de calme se succèdent fréquemment. Ainsi, le 24 octobre, pour température 24°, je relève dans mes observations les indications suivantes :

3 h. 50 : « Réagit faiblement quand on la touche. »

4 h. 05 : « Réagit assez bien quand on la touche. »

6 h. 08 : « Quelques périodes d'agitation, suivies de calme. »

D'ailleurs, l'animal est plus souvent agité que calme.

Le 21 octobre (température *25°*), la température étant tombée de 4° entre midi et 2 h. 45, la Seiche, après changement d'eau et rétablissement du degré initial, présente plus d'animation que le matin ; elle est agitée. Il a aussi une recrudescence de la sensibilité : la Seiche réagit et s'enfuit dès qu'on l'approche. L'abaissement momentané de température a donc eu, ici encore, un effet salutaire. L'agitation persiste toute la journée. Vers le soir, la sensibilité déjà très bonne s'est encore accrue. L'activité est toujours grande. A 6 h. 35, « l'état général paraît excellent ». Il semble qu'il se soit produit une adaptation facilitée par le fléchissement thermique.

Température : *22°* et *21°* (Température normale, 16°05) :

Il y a encore une légère perturbation physiologique. Elle ne se produit pas tout de suite. Au bout de 5 heures environ, les

fonctions se révèlent un peu atteintes. C'est l'extrême limite des températures nocives dans nos expériences faites au mois d'octobre avec une température moyenne de l'eau pendant la journée de 16° à 17°). A 20°, les fonctions sont absolument normales.

Voici la synthèse de trois expériences, s'étendant chacune sur l'espace d'une journée :

Il n'y a plus qu'une légère agitation au début, au moment du passage de la température de 16°5 à celle de *21-22°*. Mais un fait nouveau : la Seiche lance un ou deux jets d'encre. Elle se calme rapidement. A ce moment, l'animal se tient en relation sensorielle très en éveil avec le monde extérieur ; « je m'approche brusquement : troisième jet d'encre... l'animal nage violemment, puis se calme ». La Seiche ne cesse d'ailleurs pas d'être sur la défensive : deux de ses bras sont dressés. On voit bien, avec les Céphalopodes la liaison qui existe, dans certains groupes d'animaux, entre les fonctions de la vie végétative et celles de la vie de relation. D'ailleurs, tantôt la Seiche nage, tantôt elle reste immobile. Parfois des mouvements violents, « elle projette son corps trois fois en avant, puis en arrière. »

La respiration est fréquente : je compte, à 21°, 98 battements respiratoires.

Tout le reste de la journée, on observe une alternance de périodes d'activité et de calme. A mesure que les heures s'écoulent, l'activité diminue. Dans les phases d'activité, les mouvements deviennent moins forts, plus allongés, *puis, peu à peu, plus lents*. Les bras restent en bas.

La sensibilité baisse également avec le temps. L'animal est indifférent à l'approche. Il n'est plus qu'en relation sensorielle lointaine avec le monde extérieur. Il arrive même parfois qu'il ne réagit plus quand on le touche. Cependant on constate, d'autres fois, des efforts pour fuir. Jusqu'au bout il y a des regains d'activité, alternant avec des périodes de dépression. Dans deux des cas une adaptation a paru se produire à la longue. Pour confirmer le fait, il aurait fallu pouvoir prolonger l'expérience nuit et jour pendant quarante-huit heures au moins, en renouvelant l'eau fréquemment.

L'installation dont je disposais ne m'a pas permis d'établir la régulation automatique du chauffage et de la circulation d'eau chaude.

Remarque. — Je mentionne ici en passant une expérience unique faite sur un Calmar (*Loligo vulgaris*) mis à 21° (température normale 14°). Le Calmar a été plus sensible que la Seiche à cette faible élévation de température. L'oppression était extrême : l'animal haletait. Un balancement continuel agitait le corps du Calmar, tandis que ses nageoires battaient vivement. La sensibilité était excessive.

Au bout d'une heure, je constatai une amélioration sensible. « L'oppression paraît avoir disparu. Activité spontanée chez l'animal ; il fait des bonds hors de sa cuve. La sensibilité est très vive. »

Quarante minutes après, le Calmar est plus calme, sa sensibilité amoindrie, l'oppression très forte.

L'expérience n'a pas pu être continuée, le Calmar ayant sauté hors de sa cuve en mon absence, entre midi et 1 h. 1/2.

Températures moyennes :

De *20*° à *14*° environ, il y a une large zone, qu'on peut appeler zone de température moyenne, où les Seiches vivent de leur vie normale. Je n'ai constaté aucune différence sensible dans leur manière d'agîr entre ces limites.

L'animal ne présente pas d'agitation. Il est très calme, presque toujours immobile (en aquarium). Il se tient en relation sensorielle avec le monde extérieur. Il est agité à la seule approche de l'observateur et s'enfuit parfois. Il s'enfuit toujours quand on le touche, généralement en jetant un flot d'encre.

La fréquence respiratoire est comprise entre 60 et 70 battements à la minute.

On constate fréquemment ici encore une oscillation de l'activité et de la sensibilité. On indiquera dans la suite de ce travail une explication possible de ce phénomène.

Basses températures :

Elles s'étendent de 12° à 8°,

De 12° à 10°. — 12°. D'abord un peu d'agitation. Nage rapidement. Puis l'animal se calme. Il prend une attitude défensive : deux bras relevés. L'une des Seiches se recroqueville non, comme on le dit parfois, pour offrir une surface moindre, mais parce que le froid augmente, par reflexe, le tonus musculaire. Au bout d'un quart d'heure, l'activité motrice et les réactions à un contact deviennent faibles.

La fréquence respiratoire est diminuée : je compte 45 battements à la minute. L'état reste stationnaire un certain temps. La sensibilité est assez bonne. Au bout d'une heure environ, l'activité semble renaître un peu. Dix minutes plus tard : « Sensibilité bonne. L'état général est certainement meilleur qu'il y a une heure. Les réactions sont plus fortes. Des mouvements spontanés ont lieu, quoique rarement ». Il semble qu'il se soit fait une adaptation. L'état persiste ensuite immuable jusqu'au soir.

A *10°*. — Les phénomènes sont les mêmes, un peu plus accentués : nage rapide au début, puis période d'affaissement ; au bout d'une heure, l'activité motrice et la sensibilité remontent et se maintiennent ensuite à un niveau qui paraît constant. 47 battements respiratoires.

9° à 7°. — A ces températures, les Seiches meurent. Elles résistent assez longtemps à 9° : l'une d'elles a résisté de 10 h.40 à 7 heures du soir (la température était un peu remontée entre midi et 2 heures). A 7°, les animaux périssent rapidement. Je vais rapporter l'histoire des expériences que j'ai faites à ces températures. Ces expériences s'étendent du 17 au 23 octobre.

Le 17 octobre, je mets à 11 heures une Seiche dans un cristallisoir contenant de l'eau de mer à 8°. Elle venait d'un réservoir à 16°. La première minute et demie, les mouvements sont fréquents, elle nage à reculons. Puis elle demeure tranquille. Trois minutes après le début elle est inerte, et dix minutes après (11 h. 10), elle jette un flot d'encre et meurt. Seulement, je ne m'attendais pas à cette mort brusque et je mis un certain temps à me bien convaincre de sa réalité. Je l'attribuai à un accident. Le lendemain (18 octobre), je recom-

mençai ; je pris une nouvelle Seiche, petite, et je la mis à 6°. Même agitation dans les premiers instants : mouvements brusques ; changements de couleur fréquents, efforts de l'animal pour monter à la surface. Quatre minutes après, elle est morte ; elle a la tête en bas, les bras préhensifs sortis et fixés au fond de la cuve, un peu d'encre dans l'entonnoir.

L'après-midi je fais encore une expérience : je place une Seiche dans un cristallisoir contenant de l'eau à 5°. Toujours les mêmes mouvements brusques, changements de couleur du manteau, qui passe du sombre au clair et inversement. Trois minutes après, elle lance un jet d'encre ou plutôt en laisse échapper un peu. Puis, presque aussitôt, immobilité et mort.

Il n'y avait donc pas à hésiter, les Seiches, aux environs de 8°, meurent brusquement.

Le lendemain, 19 octobre, je changeai un peu les conditions de l'expérience. Craignant que l'écart de température fût trop considérable et que la variation trop brusque qui en résultait pour l'animal fût la cause de sa mort, je le mis à 10° et je laissai la température s'abaisser lentement. A 10°, je le savais, les Seiches survivaient — au moins une journée. Quel effet allait produire un fléchissement progressif de la température ?

2 h. 50. $\theta = 10°$: La Seiche nage. Elle ne jette pas d'encre. Les bords du manteau s'agitent normalement. Le manteau s'arrête et recommence à onduler. La Seiche nage toujours. Quelques mouvements saccadés. Elle ne cesse de nager.

$\theta = 8°$: Mouvements brusques très fréquents. A mesure que la température baisse, l'agitation augmente.

$\theta = 7°$: Un moment tranquille, puis un flot d'encre, et suffocation.

Ainsi, entre 7° et 8°, les Seiches meurent brusquement et, chose singulière, c'est toujours après avoir jeté un flot d'encre. A quoi est due cette mort ?

En disséquant l'animal, je m'aperçus que l'entonnoir demeurait plein d'un mélange d'encre et de mucus ou d'encre mucilagineuse qui se dissolvait très difficilement dans l'eau et adhérait plus ou moins à la paroi interne. Je fis alors l'hypo-

thèse que ce pouvait être ce liquide visqueux qui, obstruant l'entonnoir, provoquait la mort rapide de l'animal par asphyxie. Les premiers essais que je fis pour vérifier cette hypothèse parurent la confirmer.

Pour me rendre compte si la cause de la mort rapide de la Seiche était celle que je soupçonnais, je pris une nouvelle Seiche et je sectionnai son entonnoir, suivant une génératrice, dans toute sa longueur.

L'opération faite, je m'assurai que l'animal pouvait vivre dans ces conditions à la température normale. Si ce n'est qu'il se projetait difficilement en arrière, ses fonctions ne parurent nullement altérées.

A 3 h. 52, je mets la Seiche opérée à 8°. Elle nage, se projette difficilement en arrière.

A 3 h. 55, elle est presque immobile, sauf quelques mouvements du manteau ; la tête plus bas que le corps.

Dix minutes plus tard, elle paraît morte.

Je la retire (4 h. 06) et la mets dans une cuve à température normale (17°). A l'inverse de ce qui s'était produit dans les expériences précédentes, elle reprend vie : les mouvements reparaissent, elle nage — la tête, toujours inclinée vers le bas, présente de nombreux changements de couleur.

A 4 h. 55, elle est bien vivante.

J'en profite pour la remettre à 8°. Après quelques mouvements prompts, elle reste immobile quelques instants. Bientôt de faibles mouvements commencent, puis ce sont des mouvements plus saccadés, en arrière, accompagnés de rapides changements de couleur du manteau. Assurément, ce sont les manifestations d'un état de malaise. Cette agitation est coupée parfois de petites phases de calme. La sensibilité est *extrêmement vive*, fait que j'ai déjà relevé dans les expériences précédentes, sur les Seiches aux basses températures. Un choc que je produis sur la cuve par inadvertance fait sursauter l'animal, qui s'élève vivement dans sa cuve. A la simple approche du thermomètre, il fuit rapidement.

5 h. 05 : L'activité baisse, la Seiche est immobile. L'inertie persiste. A un contact elle ne réagit pas d'abord, puis sou-

dain, quelques secondes plus tard, deux mouvements violents, saccadés. C'est toujours ce retard de la réaction aux basses températures, maintes fois relevé.

Je laisse de côté les changements de couleur, de plus en plus fréquents, pour arriver à 5 h. 18. La température vient de tomber à 6°5. La Seiche lance un jet d'encre assez abondant.

Je la retire et la mets dans une cuve à 15°. De l'encre mucilagineuse s'échappe avec peine de l'entonnoir ; je l'enlève à la main. Puis l'animal étant placé dans un nouveau cristallisoir à 17°, je dégage une seconde fois l'entonnoir complètement. Les battements respiratoires reprennent, le manteau, dont les bords étaient accolés au corps, se soulève, laissant voir les clapets latéraux (ou poches latérales de l'entonnoir). La vie reprend complètement une seconde fois.

Le 21 octobre, je voulus répéter l'expérience. Je mis une Seiche nouvelle à 8° et je laissai ensuite insensiblement la température baisser jusqu'à 7°. Comme toujours, agitation violente au début. La Seiche pique des têtes. Elle nage autour de sa cuve en avant et en arrière. Ses bras sont déployés. Puis viennent des mouvements violents, de rapides variations de teinte du manteau. Enfin l'animal rentre sa tête autant qu'il peut dans son manteau, jette de l'encre et commence à asphyxier. Je le retire rapidement et le porte à l'eau à 16°5. *J'opère l'entonnoir*. C'est déjà un peu tard. Je pratique alors la respiration artificielle : saisissant les bords du manteau près de l'ouverture palléale, j'effectue des mouvements rythmiques. Je ramène de cette façon l'animal à la vie en deux ou trois minutes. Au bout d'une demi-heure, il agite un bras et les bords du manteau rythmiquement. Bientôt après, il est revenu tout à fait à son état normal. C'est un exemple frappant de la réversibilité de l'action du froid opposée aux transformations profondes et durables produites par la chaleur.

La mort était-elle donc réellement due au mucus mêlé d'encre venant obstruer les orifices respiratoires ?

A 3 heures, je remets ma petite Seiche opérée à la température de 8°, bien décidé à laisser les choses aller jusqu'au bout sans intervenir. J'observe toujours les mêmes phénomènes.

qu'il est inutile de rappeler (agitation, nage à reculons, puis affaissement de l'activité et de la sensibilité). Au bout d'un certain temps, la respiration devient difficile. La Seiche lance de l'encre qui s'échappe difficilement de son entonnoir. Je la laisse. Les mouvements respiratoires ont encore lieu, faibles.

A 3 h. 07, la sensibilité au contact est nulle. Un peu d'encre s'échappe de nouveau.

A 3 h. 26, la sensibilité et l'activité motrice sont nulles. Seuls, de très légers mouvements spasmodiques rythmiques des extrémités du bras et de légères variations de pigmentation au-dessus des yeux subsistent encore. La respiration semble abolie.

A 3 h. 45 (7° 1/2) et à 3 h. 55 (7° 1/2); il ne reste que des variations légères de la pigmentation au-dessus des yeux. Vit-elle encore ?

Entre 4 heures et 4 h. 55, je laisse lentement remonter la température à 8°, puis à 9°. Mais insensiblement la vie s'est éteinte.

A 5 h. 33, je tente un nouvel essai avec une Seiche opérée le 19 et restée bien vivante depuis. Je la mets à 8°. Agitation d'abord, puis inertie. Au bout de quelques minutes, elle redresse les bras et jette un flot d'encre. Je l'enlève, je la fais dégorger : elle reprend vie dans l'eau à la température normale.

A 5 h. 52, je la replonge dans l'eau à 8°5. Elle demeure tout de suite inerte, se laisse aller quand on l'agite. Les bras se rejoignent. Au bout de peu de temps l'animal meurt, *cette fois sans jeter d'encre*. Ce n'était donc pas la cause supposée qui amenait la mort brusque. Celle-ci est due à une paralysie respiratoire déterminée par le froid : les fonctions de la vie de nutrition sont dans une dépendance beaucoup plus étroite de l'activité nerveuse chez les Céphalopodes que chez les Invertébrés que j'avais jusqu'ici étudiés.

Dans une nouvelle expérience, le 23 octobre, je m'efforçai de suivre pas à pas le progrès de cette paralysie respiratoire.

A 10 h. 40, je mets une Seiche, prise dans une cuve à 14°, dans un bain à 9°5. A 14°, elle avait 60 battements respiratoires à la minute. Une demi-heure plus tard, elle respire avec

difficulté. Je compte 43 battements respiratoires. Ces mouvements respiratoires sont faibles et peu sensibles. De temps en temps, l'animal est pris de malaise et fait des mouvements de recul. L'activité subit des oscillations. La sensibilité est bonne.

L'après-midi, à 2 h. 35, je recommence l'expérience avec le même animal (température, 9°5). Je trouve encore 43 battements respiratoires dans les premiers instants. Je constate bientôt (3 h. 38) des irrégularités dans la fonction respiratoire : elle se ralentit et faiblit au point de paraître par instant suspendue ; puis soudain elle s'accélère, tandis que l'animal fait un ou deux mouvements en arrière. Puis elle redevient excessivement lente. Je compte 34 battements, avec des intervalles de suspension.

La sensibilité subit, elle aussi, des variations : tantôt l'animal ne réagit pas à un contact, tantôt il réagit. D'ailleurs, à mesure que le temps s'écoule, le retard de la réaction à l'excitation augmente.

L'activité, elle aussi, oscille fortement : elle va de l'inertie à l'agitation. Ainsi, à 5 h. 50, je relève : « Agitation. La Seiche tourne, à reculons, autour de sa cuve. — Tête en bas. — Vifs mouvements ». De même à 6 h. 20, avec, en outre, « de vifs mouvements de recul quand on la touche ».

A 6 h. 40, inertie complète. En même temps, l'activité respiratoire a baissé, les mouvements sont lents et faibles. Je ne trouve plus que 27 battements respiratoires à la minute (Température maintenue entre 9°5 et 8°5). Puis toute activité fléchit de plus en plus.

A 7 heures, l'inertie est presque absolue. Je retire la Seiche et la mets à la température normale (14°). *Elle reprend vie quelques instants et meurt après.*

Ainsi à 9°, 9°5, quand l'action du froid s'est exercée au delà d'un certain laps de temps, les effets sur la Seiche demeurent irrémédiables, l'animal meurt, même s'il est ramené à la température normale.

Tableau du nombre des battements respiratoires des Seiches en fonction de la température

Je donne, dans le tableau suivant, le relevé du nombre des battements respiratoires par minute, à chaque température. On verra que ce nombre diminue en même temps que la chaleur. Les irrégularités proviennent, en général, de l'abaissement de la température des bassins où vit la Seiche, le jour de l'expérience. Elles peuvent avoir pour causes aussi des différences individuelles ou des oscillations physiologiques qui se superposent à l'action thermique. Mais, sur l'ensemble des nombres recueillis, on voit très bien l'allure du phénomène. Les nombres inscrits à la suite les uns des autres, sur une même ligne horizontale, se rapportent aux résultats trouvés sur un même animal, à différents instants de l'expérience. Ils se suivent dans l'ordre chronologique. Les nombres qui ne sont pas sur la même ligne horizontale indiquent ceux qui ont été relevés sur des animaux différents dans des expériences différentes.

Température : θ	Nombre de battements respiratoires par minute	Température normale de l'eau
—	—	—
28	(?). 72	17°
26	100	17°
	57 — 82 — 87 — 100	14° — 15°
25	99	16°
	77 — 121 — 100	16°5
24	94	17°
22	72 — 67	16°5
21	98	16°5 — 17°
	103 — 117 (C'est une Seiche qui vient d'être tirée de 14°).	14°
20	74	17°
17	77 — 80	17°
	76	17°
	50 (Animal malade : manteau déchiré).	17°
16	63 — 63	16°
14	66	14°
	69	14°
	58	14°
12	45	14° — 15°

Température : θ	Nombre de battements respiratoires par minute	Température normale de l'eau
10	47	17°
9	43 — 43 — 34	14° — 15°
8,5	27 puis décroît jusqu'à quelques battements, avec de grandes irrégularités (suspension, puis reprise momentanée assez rapide, jusqu'à ce qu'il y ait paralysie et mort).	14° — 15°

NEREILEPAS FUCATA

Ce sont des Annélides qui vivent habituellement dans les coquilles habitées par des Bernards. Elles sont commensales de ces Crustacés. Rarement elles quittent leur demeure, même lorsque l'on a arraché le Pagure de sa coquille. Pour les avoir, on est obligé, en général, de casser la coquille. Cependant, aux températures élevées, on les voit, inquiètes, sortir la tête, parfois même abandonner complètement leur tanière. La Nereilepas fucata suit avec une docilité et une régularité admirables les variations qu'on impose à la température. La met-on à 3°,5 — 6°, elle contracte son corps, serre ses parapodes les uns contre les autres, s'immobilise.

Placée à 20°, le corps s'allonge ; l'animal sort de sa léthargie, se met à ramper en ondulant. Et les phénomènes recommencent aussitôt qu'on ramène l'organisme à basse ou à haute température.

C'est, d'ailleurs, une espèce très eurytherme.

A *31°*, la Nereilepas vit. Son activité est bonne. Elle s'apprête toutefois à sortir de la coquille où elle se cache (c'est une coquille de Gastéropode quelconque habitée normalement par un Bernard). Comme j'essaie de la saisir, elle rentre avec une vivacité extrême. Elle reste plus d'une heure et demie ainsi. Au bout de quatre heures environ, la température a baissé jusqu'à 25°. La Nereilepas vit. Son activité est bonne. Elle sort de temps en temps la tête de la coquille où elle cache son corps.

A *30°*, une Nereilepas a pu vivre toute une journée et rester

en bon état de santé. La température avait même monté et était demeurée pendant trois quarts d'heure à 32°. Le soir, l'Annélide rampait avec agilité.

En suivant d'une façon continue pendant une journée le comportement de trois Nereilepas à 30°, on constate des différences individuelles ; certains individus supportent bien cette température; d'autres semblent éprouver, après un temps assez long, un commencement de paralysie.

Voici le résumé des observations :

Au moment de la variation brusque de température (de 17° à 30°) : agitation violente. Deux minutes après, arrêt, immobilité.

Six à dix minutes plus tard et pendant plusieurs heures : Alternances de mouvements tantôt légers, tantôt violents, et de périodes d'arrêt. Les mouvements spontanés ou provoqués sont *rapides* et de *courte durée*.

Le corps des animaux est très allongé, les parapodes écartés.

La sensibilité reste bonne pendant de longues heures. Elle paraît même s'exagérer.

Longues périodes d'immobilité, coupées de temps en temps par des mouvements spontanés. Au bout de 3 h. 15, l'activité spontanée est rare. Les mouvements provoqués par excitation sont d'une durée de plus en plus courte, Puis, les différences individuelles s'accentuent. Tandis que l'activité de A est faible, C s'est complètement adapté à cette température de 30°.

25°. — L'activité est très bonne.

Aussitôt mis dans la cuve, l'animal s'étend à sa longueur maxima et se met à ramper autour de sa demeure. Il essaie de grimper aux parois, mais n'y parvenant pas, il renonce bientôt à sa tentative et recommence à suivre assez activement le pourtour du fond. J'ai été témoin pendant cette expérience d'un phénomène assez frappant, qui montre bien l'indépendance relative d'action des diverses parties du corps de la Nereilepas. A 4 h. 10, la petite Annélide a voulu pénétrer dans la coquille d'un Bernard A qui vivait dans le même critallisoir qu'elle, à 25°. A se défend furieusement contre l'envahisseur. Il saisit la Néréide avec une de ses pinces et la tient ainsi éloignée de lui

un certain temps. L'Annélide, aussitôt libre, cherche de nouveau à pénétrer et le Bernard recommence. Enfin il déchire un segment de la queue qu'il tient dans sa pince gauche, tandis que, de son autre pince et de toutes ses pattes, il s'efforce de retenir, d'arracher l'autre partie de la bête qui s'insinue. On ne voit plus la Néréide, immobilisée sous sa coquille.

4 h. 30 : A a eu le dessus. La Nereilepas a été brisée en trois tronçons qui sont jetés de côté. Celui de la tête cherche encore, avec une ténacité incroyable, irrésistible, à s'introduire dans la coquille du Bernard.

A 4 h. 35, le tronçon antérieur de la Nereilepas s'est introduit dans la coquille, non pas de A, en éveil et sur la défensive, mais d'un autre Bernard B qui, assez engourdi et rentré lui-même dans sa coquille, s'est laissé faire. Le commensal semble d'ailleurs réveiller un peu B.

L'Annélide a une tendance à se tenir dans la *concavité* des objets solides ronds, à s'appuyer sur eux sans vouloir les quitter, quelle que soit l'orientation de ces objets.

Ainsi, j'avais placé une Nereilepas dans un tout petit cristallisoir de 6 centimètres de diamètre environ : elle rampe avec agilité sur le fond en décrivant la ligne du périmètre. Parfois elle s'arrête, puis, plus tard, reprend sa marche. Quand on essaie de la sortir de là, sous l'eau d'une cuve, elle résiste, s'efforce de rester collée au fond de la petite capsule de verre, comme à une coquille. Pourtant celle-ci est transparente ; il semble donc que l'animal soit guidé uniquement par la sensation continue du contact d'un corps solide et par celle de courbure concave.

5 h. 08 : « Je plonge la petite cuvette de verre dans un grand bocal, en la tenant *verticale*. J'espère ainsi amener l'Annélide à quitter spontanément son abri. Il n'en est rien. La Nereilepas tourne autour du fond de la petite capsule de verre verticale, en suivant la circonférence du fond, mais ne passe pas dans le grand vase.

« Un instant la tête quitte le fond et s'approche du bord de la capsule, mais, bien vite, l'animal reprend sa position première. Il agite ses parapodes.

5 h. 15 : « L'Annélide forme toujours une demi-circonférence sur le fond du petit cristallisoir. Tantôt elle s'arrête, tantôt elle rampe très activement.

5 h. 16 : « Elle s'est retournée tête contre quèue et a changé son sens de rotation. Elle décrit des circonférences verticales continuellement. Activité très bonne. »

Elle continue ainsi à ramper : le corps est parcouru par des ondes d'élargissement qui se propagent d'avant en arrière. Les parapodes sont écartés et s'agitent. Parfois, tout le corps ondule.

La sensibilité est très fine. Le léger contact d'un porte-plume provoque un brusque mouvement de recul.

Basses températures :

$\theta = 3°$. — « A 5 h. 40, je plonge la Nereilepas, avec sa capsule, dans l'eau à 3°. Elle a reculé. Elle s'est beaucoup raccourcie : d'un peu plus d'une demi-circonférence qu'elle occupait, elle n'a plus que la longueur d'un tiers de circonférence. Agitation violente. Elle sort de son petit cristallisoir et se tord en tous sens. Le dos est en bas ; elle s'agite toujours.

5 h. 42, $\theta = 3°$: Toujours des mouvements de contorsion de tout le corps. Elle est toujours renversée, le ventre tourné vers le haut, la tête plus basse que la queue. Dans les minutes suivantes, l'activité fléchit rapidement. A 5 h. 56, elle est tombée presque à zéro. A 6 h. 17, je fais l'épreuve de la sensibilité, je touche la Néréide avec un porte-plume en bois : aucune réaction. Je la touche plus fort. Absolument rien. La sensibilité est nulle ou peut s'en faut.

A 6 h. 20, activité nulle ; sensibilité presque nulle.

A 6 h. 23, je fais la contre-épreuve : je retire la Nereilepas du bain à 3° et je la plonge dans un cristallisoir contenant de l'eau à 18°.

Tout d'abord, aucun mouvement : elle reste inerte.

A 6 h. 28, faibles mouvements de la queue ; ensuite, immobilité. Puis, peu à peu, de 6 h. 30 à 6 h. 40, l'activité reparaît progressivement : d'abord par des mouvements de la queue, puis par des contorsions de tout le corps, d'abord lents, puis

vifs et accompagnés de contractions ; enfin des déplacements. Le tout coupé de phases d'immobilité.

A 6 h. 45, l'état normal reparait tout à fait.

Le soir, à 9 h. 40, à 17°, je trouve la Néréide en très bon état. Elle est très agile, rampe rapidement sur le fond. Son corps est très étendu. La sensibilité est extrêmement forte. A peine la touche-t-on qu'elle fait un mouvement de fuite.

La réversibilité des effets de froid est complète.

9° : 28 octobre. Mise à 9°, la Nereilepas rampe d'abord lentement, avec une tendance à raccourcir son corps le plus possible, à le recroqueviller. Au bout de vingt-cinq minutes, elle essaye d'entrer dans la coquille d'un Bernard qui se trouve là et qui la laisse faire. Mais je l'en empêche pour continuer de l'observer. Elle reste assez inerte, remuant vaguement et rampant très peu. A 5 h. 35, je ne vois plus l'animal. Il a réussi à se glisser dans la coquille du Bernard qui se trouvait là.

6° : 6 octobre. Au moment du passage à cette température, l'Annélide se contracte et serre ses parapodes les uns contre les autres. Au bout de quelques minutes, les mouvements cessent.

6 octobre. A 3°5, la Nereilepas est absolument inerte. La sensibilité est nulle comme l'activité : elle ne réagit pas à des contacts répétés.

Nota. — La réversibilité de l'action du froid est parfaite : l'animal, remis à 20°, récupère presque aussitôt l'état normal de ses fonctions de relation.

ARÉNICOLES DES PÊCHEURS (*Arenicola piscatorum*)

Ces Polychètes vivent normalement dans le sable vaseux. Comme il est impossible de les observer dans ce milieu, c'est-à-dire dans leurs conditions ordinaires d'existence, j'ai procédé avec eux comme avec les autres animaux marins : en les plaçant dans un cristallisoir contenant de l'eau de mer. Mais en grande eau, ces animaux ne paraissent pas survivre indéfiniment. Je ne puis donc indiquer quelle est la température mortelle pour ces Vers, car ils meurent à toute température, à la longue. Tout

ce que je puis dire, c'est qu'à 34°-32°, toutes les Arénicoles périssent en moins de trois heures et demie, tandis qu'à 26° ces animaux, au bout de dix-huit heures, étaient en mauvais état ou morts.

Hautes températures :

34° : Agitation au moment de la brusque variation thermique.

Puis, 40 minutes après environ, l'activité motrice et la sensibilité diminuent.

2 h. 30 après le début de l'expérience, ces fonctins sont presque totalement nulles.

Plus tard, les animaux sont flasques. Inertie complète, insensibilité absolue.

Enfin, mort.

A ce moment, *les témoins* sont très remuants et leur sensibilité demeure excellente.

A *32°*, ce sont sensiblement les mêmes apparences : agitation initiale suivie d'une baisse de l'activité. Pourtant, de lents mouvements réguliers persistent plusieurs heures. La sensibilité, qui s'était maintenue assez bonne, est déjà en baisse après une heure. Mais elle paraît subir des oscillations, car, un quart d'heure plus tard, elle a remonté et je la trouve sensiblement égale à celle des témoins.

Au bout de 3 h. 30, les Arénicoles sont mortes ou sur le point de mourir.

A *28-29°* commence un second stade du comportement : l'Arénicole, après avoir présenté une phase d'agitation au début, pendant laquelle le corps se tord en tous sens et la trompe sort et rentre constamment, suivie d'une phase de ralentissement des fonctions, commence, au bout d'une demi-heure, à s'adapter au milieu.

Après une heure, l'adaptation est complète. L'état est bon, les mouvements fréquents, la sensibilité excellente. Cet état persiste pendant les heures suivantes.

Le 13 octobre, trois Arénicoles ont été maintenues pendant 18 heures de suite à la température de *26°*. Les observations

sont très longues et d'ailleurs se répètent. J'en indique les traits principaux. Le choc d'entrée est particulièrement violent pour l'une d'elles A, qui fait six fois le tour de la cuve en se tordant, dans l'espace d'une demi-minute. Puis, un peu de calme survient cinq minutes après. Ensuite, les mouvements reprennent et se continuent, avec des alternatives diverses, pendant de longues heures. Ce sont tantôt des oscillations rythmiques de l'avant ou de l'arrière-train du corps, tantôt des déplacements.

Ce qui a été particulièrement frappant dans cette expérience, ce sont les variations oscillatoires de l'activité et de la sensibilité. De notes prises sur le vif, je détache le passage suivant :

« 3 h. 35 : Les Arénicoles remuent d'une façon assez régulière — pas plus vite que les témoins.

« 3 h. 45 : L'une des Arénicoles, A, vient de faire de véritables sauts dans l'eau. Elle a bondi et s'est tordue six ou sept fois sur elle-même. Maintenant elle continue à se déplacer.

« 3 h. 55 : Elle recommence ses bonds, traçant dans l'eau des courbes, des volutes perpétuelles et se tordant et se déplaçant constamment. Les autres, tout en remuant, restent à la même place. A n'y reste pas deux minutes.

« 4 heures : A reste un peu tranquille.

« B qui s'était tenue calme jusqu'ici commence à se tordre comme A ; elle fait les mêmes mouvements, moins violents.

« 4 h. 15 : Les trois Arénicoles sont calmes. Elles remuent doucement et assez régulièrement en restant à la même place.

« 4 h. 50 : A et B se déplacent toujours, quoique moins activement. Elles se tordent doucement ensemble, presque synchrones.

« 5 heures : B recommence à se tordre activement.

« A fait de nouveau des mouvements, quoique moins vifs que B. — Elles sont séparées. C s'agite aussi, mais plus lentement, à peu près comme les témoins.

« 5 h. 30 : Toutes les trois remuent doucement et régulièrement. *Toute activité de surcroît est tombée.* »

Ensuite viennent des mouvements lents et réguliers du corps, accompagnés de torsions.

Puis l'activité tombe chez les trois Arénicoles : elle est notablement inférieure à celle des témoins.

La sensibilité est faible chez A et B, surtout chez A. Elle est bonne chez C.

Au bout de dix-huit heures (lendemain matin à 8 h. 30), C est morte ; les deux autres sont engourdies et en mauvais état, mais vivantes (A et B ne sont mortes que vers 5 heures du soir dans la cuve à 24° où je les avais mises. Leur survie à 26°-24°, en pleine eau, a donc été de vingt-six heures.)

A *24°*, ce sont les mêmes phénomènes.

Agitation au début (un peu moins forte qu'à 26°), qui se fond en une activité assez forte. Celle-ci, à son tour, diminue insensiblement en se rapprochant lentement de la normale, *mais restant supérieure.*

La sensibilité est, en général, très forte. Elle présente toutefois des oscillations, passant de la presque apathie à l'hypersensibilité (celle des témoins est plus constante). Durant toute la durée de l'expérience, je constate des oscillations de l'activité motrice et de la sensibilité, les variations de ces deux fonctions étant d'ailleurs indépendantes l'une de l'autre.

L'état d'activité semble, au bout de sept à huit heures, demeurer stationnaire. Il est assez bon.

Températures moyennes : 20° à 15° :

Le bon état persiste jusqu'à la fin des expériences. Les mouvements sont fréquents, entrecoupés de poses. Tantôt l'animal remue doucement et rythmiquement ou bien se déplace lentement ; tantôt il fait de vifs mouvements, se tord, s'agite, en proie à une véritable surexcitation ; tantôt enfin, il demeure pendant un temps immobile. En un mot, l'activité présente des variations dans le temps. La sensibilité est bonne, l'animal réagit vivement à un contact. Cette fonction présente aussi des oscillations, mais bien plus légères que l'activité.

L'une des Arénicoles est morte après dix-huit heures et demie de séjour dans l'eau (cause : ?).

Basses températures :

A 5°, les mouvements sont très ralentis ; la sensibilité au contact presque nulle.

SIPONCLES (*Siponculus nudus*)

Je n'ai fait que peu d'observations sur ces Géphyriens. Je les donne à titre d'indications générales.

Températures élevées :

$\theta = 26°$. C'est d'abord, comme toujours, l'agitation initiale causée par la brusque variation thermique (animaux pris à 18°). Puis les animaux se calment. Leurs mouvements sont lents, mais continuels : ce sont des torsions très prolongées, des projections et rétractions de la trompe.

L'un des Siponcles, A, a une activité bien supérieure à l'autre, B, qui reste, dans la première heure, (sauf au début) presque immobile. Plus tard pourtant (après une heure et demie), B reprend de l'activité ; il s'enroule sur lui-même, arrive même à se nouer ; il se dénoue une minute plus tard. Ensuite A et B ont la même activité : ils sont très calmes, mais en très bon état et semblent s'être adaptés. A 6 heures, la température ayant fléchi de deux degrés, je la remonte à 25° d'abord, puis à 26°. Ce léger exhaussement de température fait remonter aussi l'activité des deux Siponcles. A 6 h. 40, « les mouvements ont repris, sans agitation, mais fréquents et réguliers ». L'activité est à présent plus grande que chez les témoins.

En résumé, les Siponcles supportent bien la température de 26°. Mais leur activité générale est moindre que celle des témoins.

Températures moyennes :

$\theta = 17°$. De lents mouvements presque continuels. Le trait saillant du comportement à cette température est une *alternance très marquée de périodes d'agitation et de calme relatif*. Ainsi,

à 3 h. 08, un des témoins s'agite démesurément, fait des courbes continues en se tordant et se déplaçant tout autour de la cuve. Cela dure deux minutes et demie. Puis le calme survient. Il dure jusqu'à 3 h. 50. A ce moment, nombreux mouvements. A 4 h. 25, l'un des Siponcles remue lentement, tandis que l'autre recommence ses torsions et ses sauts à travers la cuve. Puis il se calme. A 4 h. 45, nouvelle agitation violente du même. Plus tard, les mouvements deviennent plus rares.

Au soir tombant, au moment où j'allume le gaz, je constate une action excitatrice de la lumière, au moins momentanée, (sensibilité différentielle).

Basses températures :

$\theta = 10^{\circ}$. Contraction au début. L'animal tombe dans un état d'engourdissement de plus en plus profond : l'un des Siponcles tire encore à demi sa trompe, très lentement ; l'autre est immobile.

Au bout d'une heure environ, les deux individus, sont inertes : la trompe elle-même ne remue plus. La sensibilité est nulle (l'animal ne réagit à aucune excitation). Un des Siponcles est retiré de la cuve à 10° et mis dans l'eau à 17°5. Ses fonctions reparaissent presque instantanément. L'autre est laissé dans l'eau froide jusqu'au lendemain matin. Il est inerte, mais vit encore. Il y a une réversibilité complète de l'action du froid (10°).

MOLLUSQUES

J'ai fait, pendant le dernier tiers d'octobre 1910, un certain nombre d'observations sur le comportement de quelques Mollusques marins à diverses températures. Les observations ont porté : sur un Gastéropode commun à Arcachon : *Haminea navicula* (Fischer) et sur deux Lamellibranches : *Cardium edule* et *Pectonculus glycimeris*. Les réactions de ces êtres sont simples, peu variées. Elles ne laissent voir que les grandes lignes des actions physiologiques. C'est à la fois un avantage et un inconvénient. Je rapporte ici seulement les observations relatives aux *Haminea*.

HAMINEA NAVICULA (*Fischer*)

$\theta = 28^{o}$ et $\theta = 25^{o}$. Fortes contorsions au moment du choc thermique (température normale, 16°) ; les animaux tordent leur corps à droite et à gauche : l'un en arrive à rouler sur lui-même en se tordant.

Cinq à sept minutes après, les mouvements cessent.

Les Haminea sont tout à fait immobiles à 28° ; elles remuent encore très lentement à 25°.

La période suivante (un quart d'heure à une demi-heure après le début) est calme : les animaux, lentement, ploient et déploient leur corps. La sensibilité au contact est assez bonne.

Puis, l'activité spontanée et la sensibilité remontent à un degré plus élevé. L'état est très bon. Les Haminea se tournent, se déplacent ; elles laissent à ce moment échapper force mucus.

Une phase d'immobilité succède à cette période d'action et, pendant les heures qui suivent, il y aura une sorte de balancement de l'activité, une alternance d'immobilité et de mouvements. Avec le temps, cependant, les mouvements deviennent de plus en plus lents. La sensibilité se révèle amoindrie : les réactions au contact sont très faibles ou nulles.

J'ai même constaté, le 25 octobre, à 25°, un état des animaux plus mauvais d'apparence que celui des Haminea placés la veille à 28°. Ainsi, à 25°, au bout de 3 heures à 3 h. 1/2, je trouve les animaux, recroquevillés, immobiles, un peu durs au toucher. Il est vrai que, la veille, les Mollusques avaient traversé une période analogue ; mais l'expérience avait été poussée plus longtemps et vers la fin (au bout de 6 h. 1/4) la sensibilité était redevenue presque moyenne : les Haminea réagissaient au contact, pourvu qu'il fût répété (deux fois, parfois trois fois). Remises à 16°, les Haminea remuent lentement (au bout de cinq minutes). La sensibilité revient : un seul contact suffit à les faire réagir. L'activité spontanée reparaît aussi.

A *21°*, ce sont encore les mêmes apparences, mais plus atté-

nuées : ainsi, la période d'excitation du début, précédant la phase de demi-torpeur, dure quarante minutes au lieu de cinq.

Températures moyennes : 15° à 17°.

Les Haminea, en général, demeurent immobiles; parfois de lents mouvements. Ces êtres sont peu actifs. La sensibilité, mesurée par la réaction au contact, est assez faible. Le 25 octobre, à 3 h. 55, j'ai observé sur six Haminea une variation assez notable de l'activité et de la sensibilité : toutes deux ont augmenté. A ce moment la mer était pleine. Y a-t-il quelque rapport ? Il faudrait faire des observations systématiques sur ce point.

Basses températures :

12°. — Mouvements très lents. Les animaux ploient lentement leur disque céphalique et restent *longtemps* tordus de côté.

Les réactions au contact sont très faibles et présentent un retard.

L'état ordinaire est l'immobilité, l'engourdissement.

A *8°*, la sensibilité est à peu près nulle. Après vingt minutes, le disque céphalique et le corps tout entier se recroquevillent ; l'animal se roule en boule. L'immobilité absolue n'a pas lieu un seul quart d'heure : des mouvements infiniment faibles et lents persistent. Un instant, après deux heures d'expérience, les mouvements s'accentuent chez l'une des Haminea. Elle se tord et se renverse. Puis, à partir de ce moment, c'est l'immobilité à peu près totale.

A *2°5*, immobilité absolue. « Toute activité spontanée est abolie. La sensibilité au contact n'est pas absolument morte. Quand je touche les Haminea deux ou trois fois de suite (contact assez fort), elles se recroquevillent légèrement ».

Remises dans une cuve à 16°, « les Haminea, au bout de deux à trois minutes, remuent, s'étendent, se retournent. » Un seul léger contact suffit à les faire réagir.

En un mot, il y a réversibilité parfaite de l'action du froid.

SECTION IV

EXPÉRIENCES ET MESURES SUR DEUX ESPÈCES DE VERS ET SUR UN MOLLUSQUE GASTÉROPODE

1° ALLOLOBOPHORA PUTRIS.
ALLOLOBOPHORA FŒTIDA.
2° GASTÉROPODE PULMONÉ : HELIX ASPERSA.

ACTION DE LA CHALEUR ET DU FROID SUR L'ACTIVITÉ MOTRICE ET SUR LE COMPORTEMENT DES VERS DE TERRE

EXPÉRIENCES QUANTITATIVES ET QUALITATIVES

CHAPITRE VIII

Dispositif technique et protocole d'expériences. Résultats d'une première série de mesures

Dans le chapitre précédent, j'ai résumé les observations QUALITATIVES faites sur l'activité motrice de divers Invertébrés marins, soumis à des températures variées. Ces animaux appartenaient aux groupes des Annélides, des Céphalopodes, des Crustacés, des Géphyriens, des Actiniaires, des Mollusques.

Dans les nouvelles séries d'expériences QUANTITATIVES qui vont être rapportées maintenant, j'ai tâché de préciser, par des mesures, la relation exacte qui lie l'activité motrice et la température. Le rapport s'est montré moins simple que je n'avais imaginé d'abord.

Au cours des expériences, la conviction s'est *imposée* à moi qu'il fallait faire entrer en considération, non seulement la *température*, mais aussi le *temps*, c'est-à-dire la durée d'exposition de l'animal à la température choisie.

Cette action du temps s'est manifestée comme assez complexe, et j'ai été amené à étendre de plus en plus la durée des expériences. L'intensité ou la rapidité avec laquelle elle se fait sentir est influencée elle-même par la valeur du degré thermique. On a, de la sorte, affaire à une fonction de plusieurs variables.

Quelques phénomènes intéressants de physiologie nerveuse, en outre, se sont révélés, par exemple la perte d'orientation de marche des animaux, et sa discontinuité, aux températures élevées.

Les espèces soumises à l'étude, sont :

Vers de terre, deux espèces :

Allolobophora putris (Vejdovsky).

Allolobophora (Notogama) *fœtida* (Eisen).

Puis, vient une série d'expériences sur un Gastéropode pulmoné : *Helix aspersa* (Mull).

Une première série de recherches portant sur *Allolobophora putris* et *Lumbricus herculeus* avait précédé celles qui sont rapportées ici. Comme elles n'avaient duré qu'un petit nombre d'heures et ne relevaient pas l'importance du temps, les résultats fournis par elles sur l'influence de la température seule ont été simplement résumés en un tableau à la fin de ce chapitre.

D'autres expériences faites sur *Astacus fluviatilis* (var. *nobilis*) n'ont pas été rapportées.

Appareil et méthode d'expérience

Les individus étudiés étaient placés dans une sorte de calorimètre de verre, fermé, constitué par de vastes cristallisoirs et des disques plats (fig. 19). Le dispositif réalisait les avantages suivants :

1° Il formait calorimètre ou, plus exactement, thermostat.

2° Il permettait l'observation des animaux, et le repérage précis de leurs mouvements.

3° Il les laissait exposés à la lumière, condition indispensable à la manifestation de leur activité locomotrice.

Voici le dispositif de l'appareil.

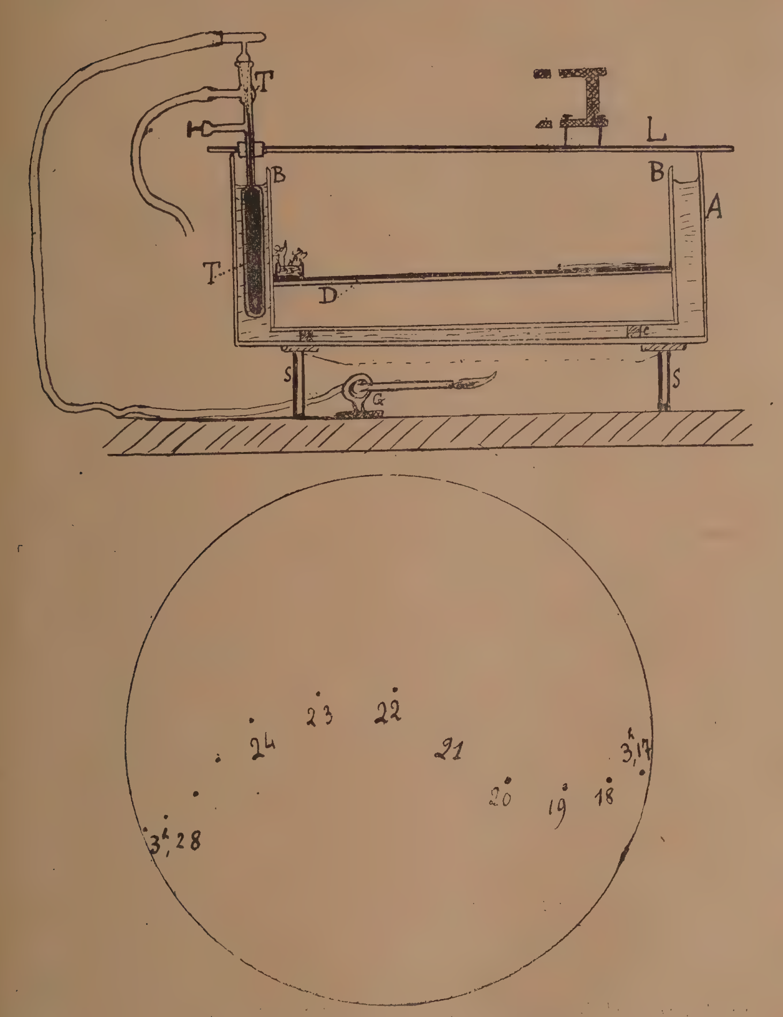


Fig. 19. — En haut : coupe de l'appareil ;
En bas : disque supérieur de verre, vu d'en dessus, portant les pointés d'une mesure de vitesse.

Dans un très grand cristallisoir A, reposant sur un support

à pieds S, était emboîté un second cristallisoir B, de rayon plus petit.

Celui-ci ne reposait pas directement sur A ; des cales *c* le soulevaient.

A l'intérieur de B, un disque de verre D, s'emboîtant presque exactement, supporté par des cales de liège qui l'élevaient à un centimètre ou deux au-dessus du fond de B, servait de plateforme pour les animaux.

Enfin, un autre disque de verre L, d'un diamètre plus grand que le cristallisoir A, fermait, en haut, la chambre calorimétrique et lui constituait un plafond transparent.

L'espace compris entre A et B était rempli d'eau portée au degré de chaleur nécessaire pour entretenir à l'intérieur de B la température voulue. Un régulateur de température T, plongeant dans l'eau entre A et B, était relié à un petit bec de gaz à flamme horizontale, G, disposé au dessous de A (et séparé du fond du cristallisoir par une toile métallique).

Pour les températures basses, l'eau chaude était remplacée par de la glace pilée, mélangée avec une quantité déterminée de sel marin, selon le degré de froid à obtenir.

Le disque interne D, servant d'arène aux animaux, était recouvert d'une très mince couche de terre bien aplanie, de façon que ceux-ci se trouvent, pendant leurs déplacements, dans des conditions aussi semblables que possible à celles dont ils ont l'habitude. (Avec les Escargots, il n'y avait pas de terre). (Dans les premières expériences, le disque D laissait, sur un arc de sa circonférence, une fente entre son bord et la paroi verticale du cristallisoir. Les Vers, parfois, s'enfonçaient dans cette fente. On a dû la fermer plus tard avec du liège et de la terre).

Pour maintenir à peu près constante l'humidité de l'atmosphère de B, et empêcher la dessiccation des animaux, on humecte d'abord fortement la terre sur laquelle ils rampent. La saturation hygrométrique est assurée encore : 1° par le matelas d'eau compris entre les cristallisoirs A et B (le cristallisoir B, beaucoup plus bas que A, n'atteignant pas, à sa partie supérieure, le plafond de verre L) ; 2° par une couche d'eau

versée, soit sur le fond même de B, sous le disque D (quand il y avait une fente entre lui et la paroi), soit sur ce disque lui-même, dans une cupule où trempait du papier buvard plissé.

Le plateau de verre supérieur, L, ne servait pas seulement à fermer la chambre calorimétrique, on l'utilisait encore et surtout comme plan de projection pour repérer la marche des animaux. A cet effet, on avait construit une sorte de lunette à axe optique vertical, porté par des pointes (fig. 20), qu'on posait sur le plafond de verre horizontal L. On suivait d'en haut, avec cette lunette — où 2 réticules croisés R_1 et R_2 déterminaient l'axe optique, — tous les mouvements de l'animal en expérience. La marche du temps était indiquée d'autre part par une montre à secondes, tenue à la main, ou par un métronome battant vingt fois par minute.

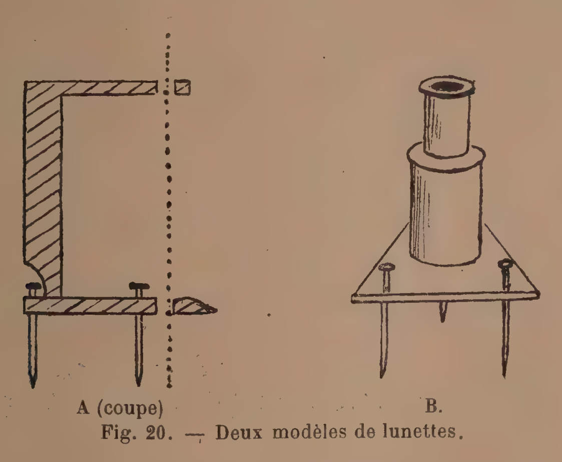


Fig. 20. — Deux modèles de lunettes.

L'observateur marquait, avec une plume fine, sur le plateau de verre lui-même, toutes les minutes ou toutes les demi-minutes, par un point à l'encre, la position exacte de l'extrémité du corps de l'animal — ou celle d'un petit indice de soie blanche très léger, posé sur la « tête » de l'animal. A côté de chaque point on inscrivait aussitôt le temps, ou plus simplement on l'inscrivait seulement au commencement et à la fin de l'expérience. Il suffisait ensuite de « rafraîchir » à l'encre les points marqués sur le verre et de passer sur la piste ainsi

jalonnée une feuille de papier buvard, pour obtenir une sorte de photographie de la marche de l'animal, sur laquelle on pouvait plus tard étudier à loisir, et la *vitesse* de reptation et la *forme de la trajectoire* suivie.

La chambre calorimétrique était posée sur une table, devant une fenêtre. L'observateur, placé en arrière, ne pouvait porter ombre sur l'arène où se mouvaient les animaux. Dans d'autres séries d'expériences la lumière tombait d'en haut, obliquement, les rayons venant vers l'observateur qui ne pouvait, dans ce cas encore, porter ombre sur la piste.

Limite des erreurs de mesures

En repérant plusieurs fois un même point placé sur la piste où rampent les animaux, j'ai constaté que les pointés présentaient entre eux tous un écart *maximum* de 0 cm. 2 ; c'est-à-dire que toutes les marques obtenues étaient contenues dans un petit cercle de 0 cm. 1 de rayon. La limite d'erreur sur les distances est donc $\pm$ 0 cm. 1.

Quant au temps, n'ayant à faire intervenir que la *différence* comprise entre le commencement d'une minute et le commencement de la minute suivante, l'erreur commise sur l'instant exact du pointé du début se retrouvait la même sur le pointé de la fin, et, par conséquent, s'éliminait dans la différence. Il pouvait cependant y avoir une légère fluctuation due à une compensation non rigoureuse. Cette fluctuation n'atteignait certainement pas une seconde de temps au maximum. Elle ne pouvait donc introduire qu'une erreur moindre que $\frac{1}{60}$ de la vitesse mesurée. L'erreur absolue sur la vitesse par minute est donc inférieure à la limite $\varepsilon = \pm \left| 0 \text{ cm. } 1 + \frac{v}{60} \right|$. Le terme $\frac{v}{60}$ peut atteindre, au plus — et dans un cas exceptionnel (*Allolob. fœtida* à 28°) — la valeur 0 cm. 05, l'erreur relative diminuant d'ailleurs quand la vitesse augmente. Dans les diverses ondulations étudiées au cours de ce travail il n'a été considéré que des fluctuations d'une grandeur bien supérieure à cette limite.

La précision des mesures se trouve, pour d'autres raisons

encore, plus élevée que l'ordre de précision que l'on peut espérer atteindre dans l'analyse d'un phénomène biologique aussi complexe que l'activité locomotrice d'un animal. Ici, en effet, de nombreux facteurs, les uns connus, les autres inconnus, entrent en jeu et influencent une fonction à multiples variables.

C'est l'action des plus importants seuls de ces facteurs que l'on a cherché à suivre et à préciser, en maintenant aussi constants que possible les autres facteurs accessibles à notre intervention : humidité, lumière... Mais d'autres facteurs physiologiques internes (état de la digestion, des sécrétions internes, maturation des produits génitaux.....), échappent toujours à la prise de l'expérimentateur.

VERS DE TERRE (Lombricides)

Indications générales préliminaires.

Deux espèces ont été mises en expérience [1] :

1° *Allolobophora putris* (Vejdowsky).

2° *Allolobophora* (*Notogama*) *fœtida* (Eisen).

Les animaux provenaient des environs d'Enghien. Ils étaient conservés dans la terre fraîche, légèrement humide.

L'activité de ces deux espèces est fort inégale. Pour chaque individu, l'activité locomotrice varie avec l'éclairement et l'état hygrométrique.

1° La lumière a une action excitatrice. On s'en aperçoit d'une façon particulièrement nette au moment où l'on tire le Ver de la terre où il s'était enfoui pour l'exposer à la clarté du jour. Dans ce cas pourtant, une seconde action se superpose à la première : celle du contact pendant le transport. Les Vers sont sensibles à l'attouchement. L'influence excitatrice spéciale à la lumière se manifeste d'une façon plus pure, si, à la

(1) Dans une première série d'expériences, résumées plus loin par un tableau, une troisième espèce *Lumbricus herculeus* (Savigny) avait été employée. Mais comme ce Ver rampe souvent sur un côté du corps, laissant apercevoir la face ventrale blanchâtre, et décrit alors une trajectoire courbe, on l'a laissé de côté dans les expériences définitives.

nuit tombante on allume les lampes électriques. Au bout de quelques instants on voit l'activité motrice des Vers remonter fortement. La *diminution* de l'intensité lumineuse entraîne au contraire une décroissance marquée de l'activité. Souvent même l'animal s'arrête et demeure immobile.

2° La *dessiccation* progressive de l'animal produit le même effet que l'affaiblissement de la lumière. Aussi, importe-t-il beaucoup de faire ramper les Vers sur de la terre humide, et de réaliser autour d'eux une atmosphère saturée. C'est, comme on l'a expliqué au chapitre précédent, l'un des avantages de la chambre calorimétrique fermée, employée dans les expériences.

Lorsqu'on a laissé pendant assez longtemps (une heure au moins) les Vers, à la fois à l'obscurité et au *froid*, l'action inhibitrice de l'obscurité persiste longtemps après qu'on les a ramenés à la lumière.

Les effets de la chaleur varient lentement entre de larges limites thermiques. Ils se manifestent avec une intensité plus marquée aux températures très élevées ou très basses.

Les Vers paraissent très sensibles aux excitations mécaniques. Au moindre attouchement, on les voit, ou bien s'arrêter net et se rétracter, ou bien, si l'excitation est plus forte ou répétée, se tordre violemment, former des boucles à droite et à gauche et les défaire, en fouettant l'air de leur queue, parfois même sauter sur place (*Allolob. putris*).

En particulier l'excitation due au transport de l'animal, pour le mettre en place, produit une excitation suffisante pour le déterminer à ramper et pour accroître momentanément la vitesse de l'animal. Mais cette excitation se retrouve dans chaque expérience au début (sauf dans les cas de reptation spontanée). La vitesse de reptation dépend non seulement de l'espèce envisagée : elle varie encore, dans chaque espèce avec la longueur de l'individu en expérience. Les grands individus rampent plus vite que les petits. Aussi a-t-on eu soin de choisir des individus aussi exactement que possible de la même taille. La longueur d'*Allolobophora putris*, mesuré en pleine extension, était de 6 cm. 5 ; celle d'*Allolob. fœtida*, mesuré aussi à son

maximum d'extension de 11 cm. 3. Dans la seconde série d'expérience, seule rapportée en détail dans ce travail, on a employé autant que possible les mêmes individus (sauf quand ils se trouvaient endommagés par les conditions de l'expérience précédente (au chaud)).

L'activité et la sensibilité des Vers varient encore, au cours du temps, pour d'autres causes que les causes extérieures mentionnées (lumière, humidité, température...) dont on peut éviter, avec plus ou moins de rigueur, les fluctuations ; elles varient sous l'influence de causes internes. Il y a des oscillations d'activité, dépendant de l'état physiologique de chaque être particulier, de son histoire passée...

Un Ver depuis longtemps exposé à la lumière ne se comporte pas comme la première heure. L'état de nutrition, la maturité sexuelle, la nature chimique de la terre dans laquelle il a vécu, ou dans laquelle on l'a conservé, ont aussi une influence.

Malgré ces innombrables causes perturbatrices, qui expliquent les petites inégalités que l'on observe toujours dans les expériences sur des êtres vivants complets, et qu'il est impossible d'éliminer, l'influence du facteur thermique apparaît bien dans les expériences dont on va rapporter les résultats.

DESCRIPTION ET ANALYSE D'UNE EXPÉRIENCE RÉELLE.

COMPORTEMENT.

Auparavant, voyons sur des exemples réels, quelques faits qui peuvent se présenter au cours d'une expérience.

Prenons un *Allolobophora putris* dans la terre où on le tient en réserve. Dans la terre, il est fortement contracté sur lui-même. Sa longueur est alors de 3 centimètres à 3 cm. 5. Il est entouré d'une légère gaine muqueuse, dont on peut le débarrasser doucement avec un crochet. Plaçons-le sur la terre humide du disque servant d'arène. Le terrain est horizontal et uniforme. Il est éclairé par la lumière douce d'un jour d'automne. Latéralement, du côté gauche, le disque-arène est

limité, suivant une corde, par le thermomètre couché sur le sol.

Le Ver, tiré au jour, au contact de l'instrument qui l'installe à sa place, sort de son engourdissement. Tantôt, — si l'on tombe sur une phase d'inertie — il le fait lentement, après plusieurs minutes : il allonge son corps et se met à ramper ; tantôt — si l'on tombe sur une phase d'activité, ou si on l'excite par le contact répété du crochet, en le délivrant de sa gaine muqueuse par exemple, — il s'agite violemment. Il ramène rapidement l'une des moitiés de son corps sur l'autre, puis, la projette en arrière, en fouettant l'air. Mais cette phase d'excitation initiale fait souvent défaut. On ne fait pas de mesure pendant qu'elle dure.

Ensuite, le Ver se met à ramper. On constate ici, dès le début, des différences dans l'état physiologique des individus : les uns partent sans tarder, tandis que d'autres mettent plusieurs minutes à s'élancer.

En rampant, le Ver s'allonge et s'amincit. Il lève parfois la tête. Sa marche, aux températures moyennes et basses se fait toujours en ligne droite (tant qu'il ne rencontre pas d'obstacle). L'animal va devant lui, et conserve une direction fixe : celle qu'avait son corps au début. L'orientation de sa marche paraît absolument indépendante de la direction des rayons lumineux : il s'avance aussi bien vers la source de lumière qu'en sens inverse ou perpendiculairement aux rayons qu'elle envoie.

Quand le hasard conduit un Ver dans une plage d'ombre, celle-ci agit comme un piège. Les mouvements de l'animal se ralentissent et s'éteignent. Au bout d'un certain temps tous les Vers se trouvent groupés dans les régions sombres. La sensibilité, aux températures moyennes, est très fine. Le plus faible attouchement est perçu. Ou bien le Ver se tord violemment : son corps forme des boucles à droite et à gauche, puis se déroule rapidement ; l'animal fait presque des sauts sur place ; puis il demeure immobile ; ou bien, — et c'est le cas le plus fréquent — le Ver se rétracte sur place et demeure immobile quelques instants (2 à 8 secondes).

24 novembre 1909 ; $\theta = 14°$. A 3 h. 26 je fais l'épreuve de la sensibilité sur 6 *Allolobophora putris*.

1. Je touche très légèrement 1 près de la tête : il s'arrête aussitôt.

2. Je fais la même chose avec un second : arrêt également, mais plus court.

3. Même opération avec un troisième : rétraction violente en arrière de la partie antérieure, puis immobilité plus prolongée (5 à 8 secondes).

4. Avec un quatrième : même résultat qu'avec 3.

5. Le n° 5 se contourne en anneau, la tête s'accole à la queue.

6. Je touche 5 et 6 en avant du clitellum : immobilité, précédée chez l'un, non précédée chez l'autre, d'une rétraction. Cette immobilité est très courte : 2 secondes environ.

L'activité locomotrice du Ver se ralentit au bout d'un certain temps (trois quarts d'heure environ à 11°) si l'on ne prend pas soin d'éviter la dessiccation. C'est ce qui était arrivé dans mes premières expériences (les 2 premières) alors que je n'avais pas pris la précaution d'humecter la terre du disque de piste, et de fermer par un plafond de verre la chambre calorimétrique.

Or, à la même température de 11°, quand on évite la dessiccation du même animal, on trouve une vitesse moyenne de 7,25 centimètres, par minute (1re série d'expériences, après 1 heure). En outre, la direction de marche est maintenue, et l'animal ne s'arrête ou ne dévie que quand il arrive contre un obstacle.

En arrivant contre un obstacle, par exemple contre la paroi verticale du calorimètre, le Ver lève la tête et tente d'y grimper. Il finit souvent par se coller à cette paroi, dans une direction oblique ; mais bientôt il redescend ou retombe.

Très rarement l'*Allolobophora putris* parvient jusqu'au bord supérieur.

Si un Ver rencontre une fente, il s'y enfonce aussitôt.

La sensibilité, quand on maintient l'humidité du milieu, est excessivement fine. Elle paraît augmenter, dans certaines limites, avec le degré d'hydratation de l'animal. Au moindre attouchement les Vers se contractent violemment et restent immobiles. Si on les touche de nouveau, on les voit se tordre sur eux-mêmes avec vivacité.

Allolobophora (*Notogama*) *fœtida* (Eisen), Ver beaucoup plus

grand que *Allolobophora putris* (Vejd.), rayé d'anneaux alternativement blancs et roses, est beaucoup plus agile que celui-ci. Dès qu'on l'a tiré de la terre, le premier se met à ramper très rapidement, sans dévier de la ligne droite. Arrivé contre la paroi du cristallisoir il s'y colle et cherche à y grimper ; il y réussit souvent. Il lève très souvent la tête en rampant. Il se comporte d'autre part comme *A. putris*.

Lumbricus herculeus est un grand Lombricien de 10 à 12 centimètres (il peut atteindre une longueur double), dont la queue s'aplatit pendant la reptation. On le voit souvent ramper sur le côté, laissant apercevoir la face ventrale du corps, plus blanchâtre. Dans ce cas sa vitesse est moins grande et sa trajectoire incurvée en arc. A cause de cela on a renoncé à l'employer dans la série définitive d'expériences sur les Vers.

RÉSUMÉ D'UNE PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Je donne ici, à titre documentaire, le tableau résumant les résultats d'une première série d'expériences préliminaires sur les Vers. Ce tableau contient les valeurs, à différentes températures, des vitesses moyennes de reptation dans la période comprise *entre une heure et deux heures de séjour* des animaux enfermés dans le thermostat.

Les expériences n'ont pas été prolongées au delà d'une durée de 2 à 4 heures. C'est au cours de cette première série de recherches que l'influence du temps et de divers autres facteurs (humidité, lumière) s'est imposée à mon attention. Ceci m'a conduit à entreprendre une seconde série de mesures, seules rapportées en détail dans ce travail, où la durée des expériences était énormément prolongée et où il était tenu compte de toutes les remarques faites dans la première série.

La longueur des *Allolobophora putris* employés dans cette première série était de 7 cm. 5, en pleine extension (en reptation). Celle des *Lumbricus herculeus* était de 11 cm. 2.

VERS. PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES

Température (degrés centigrades)	Vitesse de reptation (en cm. par min.), pendant l'intervalle de temps compris entre 1 heure et 2 heures de séjour de l'animal dans le thermostat.	
	Allolobophora putris (longueur du Ver en extension : 7 cm. 5)	*Lumbricus herculeus* (longueur du Ver en extension : 11 cm. 2)
—	—	—
0	0,8	—
2	2,0	3,2
5	4,2	—
7-8	5,8	7,0
10	7,2	10,1
15	8,5	11,8
16	8,9	—
18	8,4	15,6
20	—	16,5
23	—	15,6
25	7,6	14,0
28	6,1	12,5
30	3,5	6,7
32	0	5,5
33		0

CHAPITRE IX

EXPÉRIENCES DE MESURES SUR LA VITESSE DE REPTATION DES VERS A DIVERSES TEMPÉRATURES

TRÈS BASSES TEMPÉRATURES.

Entre — 0°2 et + 0°5, l'activité motrice des Vers est très diminuée, mais elle n'est pas éteinte. L'animal continue à ramper lentement. La vitesse absolue de reptation dépend, en premier lieu, de l'espèce considérée et de la taille de l'individu.

Si l'on considère *un même individu* on s'aperçoit que la rapidité de sa marche varie avec le temps. Il y a trois variations superposées principales :

1° Si l'on observe, pendant deux ou trois jours consécutifs, un Ver exposé et maintenu tout ce temps à des températures voisines de zéro degré, on constate une *lente et graduelle diminution de son activité motrice pendant tout ce temps :* la première journée les mouvements de déplacement sont incessants, et l'activité, mesurée par la vitesse de reptation, demeure à un niveau relativement élevé. Le lendemain et les jours suivants, elle se révèle diminuée et discontinue. L'état spontané normal est l'immobilité. L'inertie est accrue. Elle arrive à être presque complète : il faut des excitations répétées pour tirer l'animal de sa torpeur.

2° A cette variation d'ensemble, représentée par une lente décroissance dans le temps (courbe pointillée, fig. 24) s'en superpose une autre, d'une durée de 24 heures : une *fluctuation nycthémérale.* Du matin au soir la courbe des vitesses moyennes va en décroissant. Mais le lendemain matin, la valeur de la

vitesse a remonté et la courbe part d'un niveau plus élevé que celui auquel elle était tombée la veille au soir (fig. 24 et 28).

3° Il existe enfin une autre *fluctuation de période très courte*. Si, à un instant quelconque, le Ver se met à ramper, soit spontanément, soit à la suite d'une excitation, et qu'on mesure la vitesse de son déplacement, on voit celle-ci, croître quelque temps, puis diminuer et retomber à sa valeur première.

Enfin, souvent, l'animal s'arrête complètement (voir par exemple la figure 23, graphique de droite).

Les Vers, aux températures très basses, rampent en général en ligne droite. Parfois on les voit dresser la tête, la faire tourner dans l'air, la jeter sur le sol à droite et à gauche. On observe encore quelquefois un changement de la direction suivie.

Une brusque variation de température provoque une rétraction de l'animal.

Les Vers cependant ne sont pas incommodés par le froid : on les retrouve le plus souvent, quand on les abandonne longtemps, (après la nuit par exemple), collés à la paroi verticale du cristallisoir, surface la plus froide, puisqu'elle est en contact immédiat avec le mélange de glace pilée et de sel, dont la température est inférieure, toujours, à 0°.

Le matin, après le repos de la nuit et le long séjour à l'obscurité (le cristallisoir-calorimètre est recouvert d'un voile chaque soir), les animaux présentent une activité plus forte que quelques heures plus tard.

TEMPÉRATURE 0° (Centigr.)

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA (Eisen)

Mesures et résumé des observations faites sur Allolobophora fœtida, *maintenu trois jours et deux nuits de suite à très basse température, (entre 0°0 et 0°5).*

A 2 h. 30 m. après midi, le 7 février 1913, un *Allolob. fœtida A*, pris dans la terre à 6°7 est placé dans la chambre froide à 0°5,

Il se contracte un peu d'abord.

A 2 h. 26, je le déplace ; il se contracte, puis, tourne la tête à droite et à gauche ; fait demi-tour, et enfin, dévie sa direction de marche de 90° à droite.

A 3 h. 30, il commence à monter *verticalement* le long de la paroi froide du cristallisoir. Au bout d'une minute la tête est arrivée en haut.

Toute l'après-midi *A* continue à se déplacer lentement, mais sans interruption. La vitesse, assez grande encore la première heure, diminue ensuite avec le temps.

MESURES DES VITESSES DE REPTATION

Les mesures prises au cours de l'expérience sont consignées dans les tableaux suivants :

Temp. : θ = 0°5. Allolob. fœtida A. 7 février 1913.
Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 13 m.	0,14	0,15	0,23
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	8,9 [1]	8,9	7,4	7,8
	(après transport) Moyenne : 8,4			(id.) M. : 7,8

Durée de séjour :	0 h. 36 m.	0,37	0,40
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,5	5,9 [1]	6,3
		(Marche spontanée) Moyenne : 5,2	

[1] Rétraction.

Tempér. : θ = 0°2. Allolob. fœtida A (suite). 7 février 1913.
Lumière du jour.

Durée de séjour :	1 h. 11 m.	1,22	1,23
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,8	3,2	2,8
	(M. spontanée) Moyenne : 3,8	(id.) Moyenne : 3,0	

Durée de séjour :	1 h. 30	1,31	1,32
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,4 (1)	3,4	3,5

(Marche spontanée)
Moyenne : 3,4

(1) Tourne à gauche et se rétracte en même temps.

Tempér. : θ = 0°0. Allolob. fœtida A (suite). 7 février 1913. Lumière électrique.

Durée de séjour :	3 h. 1 m.	3,2	3,3	3,4	3,5	3,6	3,7	3,8
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,4(1)	2,5	3,0	2,6	4,3(2)	2,1	2,6(3)	2,2(4)

(après transport)
Moyenne : 2,7

Durée de séjour :	3 h. 19 m.	3,20	3,21	3,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,5	3,4	3,6	*(5)

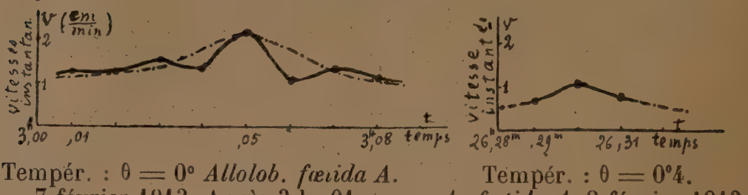
(après transport)
Moyenne : 3,5
Moyenne générale : 2,9

(1) Pendant la seconde demi-minute, l'extrémité antérieure du corps décrit un arc d'une demi-circonférence.
(2) Pendant la première demi-minute la tête du Ver décrit une boucle *fermée*. Ensuite : très rapide.
(3) S'allonge pendant la première demi-minute, puis la tête décrit un arc et se jette à gauche.
(4) Pendant la première demi-minute la tête revient dans le prolongement de l'axe du corps. Ensuite reptation.
(5) La tête ayant touché à ce moment un petit fragment de glace décrit une boucle fermée.

Toute la nuit le Ver reste à des températures voisines de 0°. Le *lendemain* matin à 10 h. 40, le thermomètre couché sur le fond du disque-arène marque 0°1. L'animal est collé le long de la paroi du cristallisoir, à mi-hauteur, le corps presque parallèle à la circonférence de base. Quand je découvre la chambre froide (voilée depuis la veille au soir), le Ver rampe très lentement.

Après le repos de la nuit, et la longue période d'obscuration, l'activité motrice est exhaussée.

Ondes d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 0° *Allolob. fœtida A.* 7 février 1913. Après 3 h. 01.

Tempér. : θ = 0°4. *A. fœtida A.* 8 février 1913.

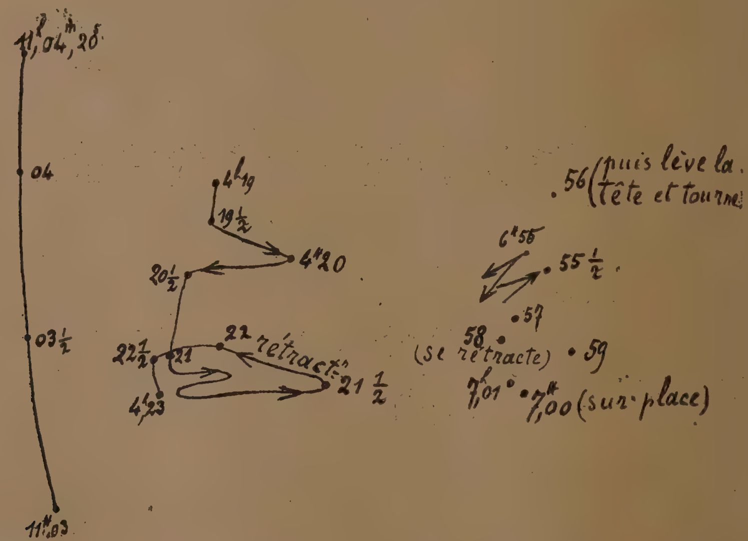
Fig. 21.

Tempér. : θ = 0°5 ; 0°4. A. fœtida. 8 février (suite des expériences de la veille). Après le repos et l'obscurité de la nuit.

Durée de séjour :	20 h. 25 m.	20,38	20,40	20,41
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,8	3,95	6,0	6,2
	après transport	marche spontanée	après transport	

Observation : la reptation se fait en ligne droite, comme cela a lieu en général lorsqu'elle est rapide (fig. 22).

Allolob. fœtida A. *Allolob. fœtida A.*



Tempér. : θ = 0°5. Marche de *A.*, après 20 h. 40 m. de séjour au froid.

Fig. 22.

Tempér. : θ = 0°0. Mouvement de *A*, au bout de 26 heures de séjour au froid.

Tempér. : θ = 0°0. Reptation de *A*, après 28 h. 45 m. de séjour au froid.

Fig. 23.

Dans le cours de la seconde journée, au contraire, l'animal demeure presque constamment inerte, immobile sur le plan du disque, contracté.

L'activité est très affaiblie par rapport à la veille. Quand on le transporte et qu'on l'excite plusieurs fois, *A* s'agite sur place, ou rampe à peine : le plus souvent l'avant du corps seul est mobile ; il se déplace lentement à droite et à gauche, s'allonge, progresse un peu, parfois, aussi, se dresse, mais le milieu et l'arrière du corps restent inertes. D'autres fois ces deux dernières parties finissent par être entraînées, ou plutôt traînées par l'avant du corps.

$\theta = 0°$. Allolob. fœtida A (suite). 8 févr. 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	25 h. 56	25,57	25,58
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,6	1,6	* (1)
	quelques minutes après transport		

$\theta = 0°3$.

Durée de séjour :	26 h. 22	26,23	26,29	26,30	26,31
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,3	3,6	1,4 (2)	2,1 (3)	1,6 (4)
	après nombreuses excitations de contact			après transport	

(1) Puis l'extrémité du corps décrit, en s'allongeant et se rétractant, une boucle fermée ; enfin le Ver se contracte sur place.

(2) Puis l'animal lève la tête, se rétracte, et change de direction.

(3) Puis lève la tête.

(4) Puis changement de direction.

Observé et repéré entre 4 h. 32 et 4 h. 37, le corps demeure absolument immobile et conserve la même attitude : celle d'un S.

A 4 h. 41, un transport de l'animal n'amène qu'un léger déplacement à gauche de la pointe antérieure du corps.

θ = 0°0. Allolob. fœtida A (suite). 8 févr. 1913. Lum. électr.

Durée de séjour :	28 h. 32 m.	28,33	28,34	28,35	28,36	28,37
Dist. parcour. $\frac{cm.}{min.}$:	1,8 (1)	2,35	0,3 (2) après transport	1,3	1,0	0,3 (3)

Pendant tout ce temps le corps est à peine entraîné. L'avant s'allonge.

Durée de séjour :	28 h. 51	28,52
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,9	3,3 (4) après plusieurs transports

Observation : Après nombreuses excitations de contact.

(1) Jette la tête de côté, puis se rétracte et change de direction, puis lève la tête et tourne.
(2) Se rétracte.
(3) Puis s'arrête.
(4) Rétraction et changement de direction.

En somme, en laissant de côté la dernière expérience (la seconde du tableau précédent) qui n'a été obtenue qu'au prix d'excitations répétées, on voit que la vitesse de reptation n'a pas cessé de décroître depuis le matin. Elle est tombée à une valeur beaucoup plus faible que la veille. On pourrait même dire que cette valeur est à peu près nulle puisque c'est l'avant du corps surtout qui s'allonge et la tête qui se déplace, tandis que le corps n'est que particllement entraîné.

La courbe générale (fig. 24) montre cette chute. Cette courbe figure en outre les mesures prises le matin du jour suivant (tableau ci-dessous). On voit qu'après la seconde nuit, comme après la première, l'activité se relève.

Tempér. : θ = 0°9. A. fœtida A. 9 février 1913 (suite des expériences de la veille et de l'avant-veille). Lumière du jour.

Durée de séjour :	44 h. 22 m.	44,23	44,24	44,25
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	(1)	4,0	2,9 après déplacement	3,0

(1) Dès le début des mesures le Ver lève la tête et la pose à droite, puis une demi-minute plus tard lève de nouveau la tête et la porte à gauche.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 0°. *Allolobophora* (*Notogama*) *fœtida*. 7, 8, 9 février 1913.

Fig. 24.

Après la longue période de repos et d'obscurité de la nuit, la vitesse de reptation est remontée.

TEMPÉRATURE 0° (Centigr.)

ALLOLOBOPHORA PUTRIS

MESURES ET OBSERVATIONS FAITES ENTRE — 0°2 ET 0°7

A 11 h. 56 m. du matin je mets un *Allolob. putris, B*, pris à 6°5, dans la chambre froide, dont la température est 0°2. Avant de le placer dans le cristallisoir-glacière, on a exercé sur le Ver des excitations répétées, en le débarrassant de la gaine muqueuse qui l'enveloppait et des grains de terre collés à son corps. Il se met à ramper tranquillement et très vite.

Le Ver, quand on l'abandonne longtemps, vient toujours se coller contre la paroi verticale du cristallisoir, le corps parallèle à la circonférence de base.

Livré à lui-même *B* reste généralement immobile, et ne se met en marche qu'après un transport ou une autre excitation.

Parfois, mais rarement, on observe des mouvements spontanés.

Comme pour *A. fœtida*, il y a lieu de faire remarquer la longue durée de la période d'inhibition qui suit une excitation. Le Ver reste immobile plusieurs minutes (jusqu'à 5 minutes), puis commence à dresser la tête, à l'allonger, à la tourner en tous sens. Cela dure 3 minutes environ, puis il se met à ramper.

$\theta = 0°0$. *Allolob. putris. : B. 9 févr. 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 08 m.	0,09	0,10	0,11	0,12
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,7	2,3	1,6	1,2	1,4 (1)

après excitation de transport.

(1) Puis tourne à gauche puis à droite, et ensuite se rétracte.

θ = — 0°1. *Allolob. putris B (suite). 9 févr. 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	2 h. 49 m.	2,50	2,51	2,52	2,53
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	0,95	0,90	0,85	0,4 (²)	0,9

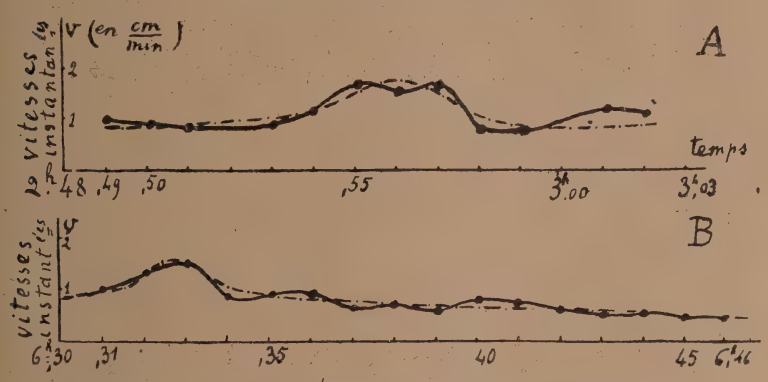
Durée de séjour :	2 h. 54 m.	2,55	2,56	2,57	2,58
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,15	1,65	1,55	1,65	0,80 (³)

Durée de séjour :	2 h. 59 m.	3,00	3,01	3,02
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	0,8	(⁴)	1,2	1,1 (⁵)

après transport.

(²) Puis rétraction.
(³) Puis rétraction, et tourne à droite.
(⁴) Oscillation ; rétraction ; tourne à gauche.
(⁵) Puis rétraction et changement de direction.

Ondes d'activité momentanée



Tempér. : θ = 0°. *Allolobophora putris B.* 9 février 1910.
A : θ = — 0°1. B : θ = 0°8.
Fig. 25.

θ = 0°7. *Allolob. putris B, (suite). 9 févr. Lum. électr.*

Durée de séjour :	6 h. 31 m.	6,32	6,33	6,34	6,35
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,0	1,3	1,5	0,85	0,9 (⁶)

Durée de séjour :	6 h. 36 m.	6,37	6,38	6,39	6,40
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	0.9 (⁶)	0,65	0,7	0,6	0,8

(⁶) Perturbation : rétraction, puis lève la tête, la balance, la porte dans diverses directions. Distance parcourue : 1,8 pour les deux minutes.

Durée de séjour :	6 h. 41 m.	6,42	6,43	6,44	6,45	6,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,75	0,6	0,5	0,55	0,45	0,45

après transport.

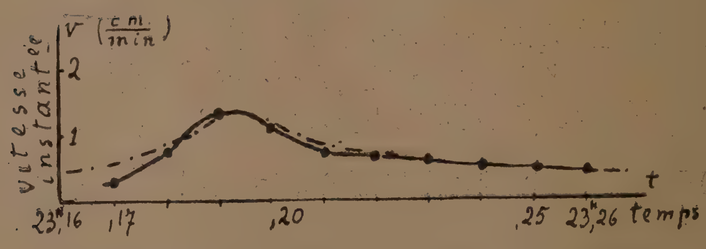
Le lendemain matin, à 10 h. 37, je trouve la température montée à 1°2. Le Ver est collé le long de la paroi verticale du cristallisoir. Je renouvelle le mélange réfrigérant. A 11 h. 13 la température est retombée à 0°. Le Ver se met à ramper spontanément.

$\theta = 0°0$. *Allolob. putris. B* (*suite*), *lendemain 10 févr. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	23 h. 17 m.	23,18	23,19	23,20	23,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,3	0,75	1,3	1,1	0,7
Durée de séjour :	23 h. 22 m.	23,23	23,24	23,25	23,26
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,65	0,60	0,5	0,45	0,40

marche spontanée.

Onde d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 0°0$. *Allolob. putris B*. 10 février 1913.
Fig. 26.

$\theta = 0°0$. *Allolob. putris. B. 10 févr. Lum. du jour.*

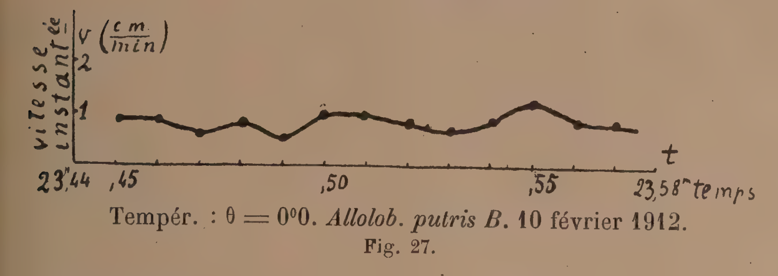
Durée de séjour :	23 h. 45 m.	23,46	23,47	23,48	23,49
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,85	0,85	0,60 (1)	0,80	0,50
Dur. de séjour :	23 h. 50 m.	23,51	23,52	23,53	23,54
Dist. parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,98	0,98	0,80	0,65	0,85

(1) Puis rétraction.

Dur. de séjour :	23 h. 55 m.	23,56	23,57
Dist. parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,2	0,85	0,85 (2)
		après transport.	

(2) Puis arrêt.

Courbe d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 0°0. *Allolob. putris B.* 10 février 1912.
Fig. 27.

A 2 h. 37 (26 h. 42 m. après le début de l'expérience) : marche *spontanée* de *B*. Il lève souvent la tête très haut, et la maintient ainsi en la tournant lentement de côté et d'autre.

Une mesure : 1 cm. 35 en une minute (vitesse très grande). Température : 0°0.

Quand on transporte le ver : immobilité (inhibition) extrêmement longue : 5 minutes.

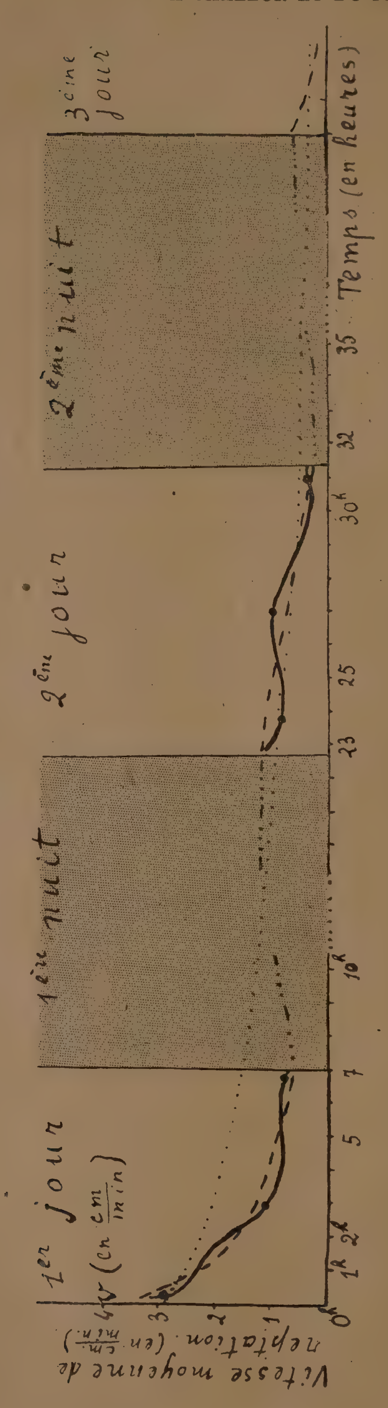
Un très faible contact près de la queue est perçu : sensibilité très bonne.

Tempér. : θ = 0°2. Allolob. putris B. 10 février. Lumière du jour.

Durée de séjour :	27 h. 00 m.	27,01	27,02	27,03
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,8	0,95	1,05	1.22
Durée de séjour :	27 h. 04 m.	27,05	27,06	27,07
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,1	1,1	1,0	1,25
Durée de séjour :	27 h. 08 m.	27,09	27,10	27,11
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,65	1,0 (1)	0,3 (2)	0,6
		après excitation de transport.		

(1) Dévie à droite.
(2) Tourne à gauche.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 0°. *Allolobophora putris*. 9 et 10 février 1912.

Fig. 28.

θ = — 0°1. *Allolob. putris. B. 10 févr. Lum. électr.*

Durée de séjour :	30 h. 51 m.	30,52	30,53	30,54	30,55
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,7	0,45 (1)	(2)	0,0 (3)	0,5

Durée de séjour :	30 h. 56 m.	30,57	30,58	30,59	31,00
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,2	0,30 (4)	0,3	0,35	0,25 (5)

Durée de séjour :	31 h. 01 m.	31,02	31,03	31,04	31,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,5	0,5	0,75	0,35	0,35

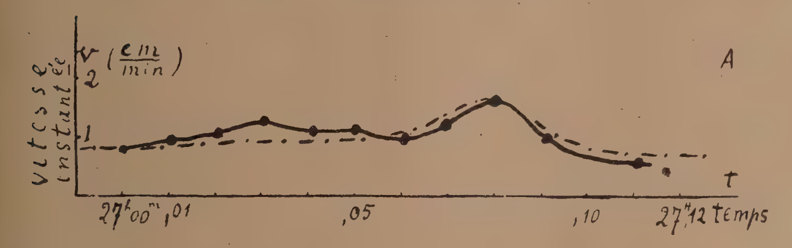
après transport.

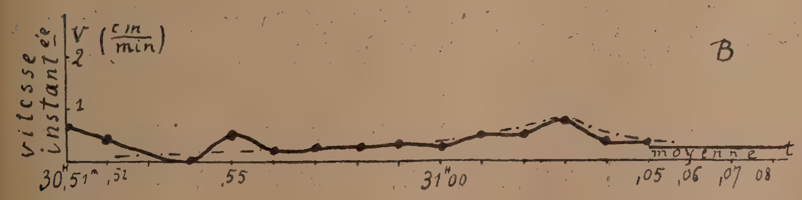
Durée de séjour : 31 h. 06 m. à 31 h. 16 m. (intervalle de 10 m.)

Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$: 2 cm. 85 pour les 10 minutes ; sans transport

(1) Change de direction à gauche.
(2) Tourne la tête à droite sans que le corps progresse.
(3) Légère rétraction qui le ramène au même point.
(4) Lève la tête, puis tourne à droite.
(5) Tourne de 90° à gauche.

Courbe d'activité momentanée.





Tempér. : θ = — 0°1. *Allolob. putris B.* 10 février 1912.

Fig. 29.

TEMPÉRATURE : 5°5 A 6°

ALLOLOBOPHORA PUTRIS

I. — *Expérience préliminaire à 12°4.*

Le 17 mars 1913, je prends un *Allolobophora putris A*, qui vivait auparavant dans un baquet de terreau humide. Je le fais ramper sur le disque plan recouvert d'une très mince couche de terre mouillée, qui est à la température du laboratoire, c'est-à-dire à 12°4. J'obtiens la mesure suivante :

Temp. : $\theta = 12°4$. *Allolobo. putris A. 17 mars 1913. Lum. du jour.*

Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:

1re demi-minute :	2	4,6	2,4	4,6	Moyenne : 4 cm. 6
2e demi-minute :	2,6		2,2		

II. — *Expérience à 5°5-6°.*

Le même jour (17 mars), à 11 h. 43 du matin, je mets le même *Allolobophora putris A* dans le cristallisoir-calorimètre à 5°5. Il rampe aussitôt sur la terre *humide* et *bien plane* du disque.

Pour maintenir l'atmosphère du calorimètre saturée de vapeur d'eau, *dans toutes les expériences* — outre la terre toujours bien humide — les parois du cristallisoir sont mouillées, et un petit vase plein d'eau, duquel émergent de l'ouate et du papier buvard, est placé dans l'appareil.

$\theta = 5°5$. *Allolob. putris A. 17 mars 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 05 m.	0,06	0,07	0,08	2 h.
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,9	3,0	1,5	1,4	* (1)

Moyenne : 2,2

(1) Accident survenu au cours de l'heure précédente : le Ver est tombé dans l'eau (à la température du calorimètre), et y a séjourné environ 1 heure. Après cette longue imbibition, le Ver, loin d'être affaibli, a présenté une activité anormale (les mesures correspondantes ont été rejetées : 4 cm. par minute ; 2 heures après le début de l'expérience). La mesure suivante a été prise deux heures plus tard.

θ = 5°5. *Allolob. putris A. 17 mars 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	4 h. 12 m.	4,13	4,14	4,15	4,16
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,10	2,6	1,7	1,2	1,15
Durée de séjour :	4 h. 17 m.	4,18	4,19	4,20	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,55	2,10	2,65	2,10	

Moyenne générale : 1 cm. 9

θ = 5°9 et 5°2. *Allolob. putris A (suite). 17 mars 1913. Lum. électr.*

	θ : 5°9			
Durée de séjour :	6. h. 00 m.	6,01	6,02	6,03
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,25	2,0	1,90	1,80
Durée de séjour :	6 h. 04 m.	6,05	6,06	6,07
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,50	1,32	1,40	1,80

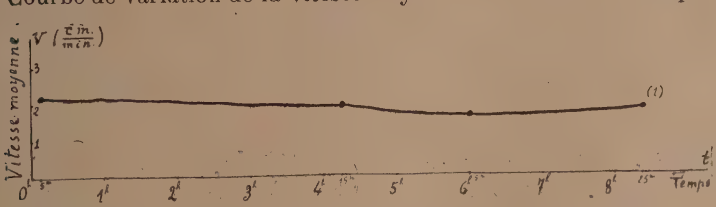
Moyenne générale : 1,62

	θ : 5°2 (1)		
Durée de séjour :	8 h. 23 m.	8,24	8,25
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,45 (2)	1,45 (2)	2,35
Durée de séjour :	8 h. 26 m.	8,27	8,28
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,0	1,95	2,0

Moyenne générale : 1,87

(1) La lumière a été éteinte pendant 2 heures avant cette expérience.
(2) Il y a arrêt de l'animal pendant une partie de ces deux minutes.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 5°5. *Allolobophora putris A.* 17 mars 1913.
Fig. 30.

(1) La courbe se relève à la fin de la journée, après 8 h. 25 de séjour, parce qu'au moment de prendre cette mesure, la lumière vient d'être rallumée, après deux heures d'obscuration du Ver.

Le lendemain, 18 mars, au moment où j'enlève le voile qui couvre le cristallisoir-calorimètre pendant la nuit, à 9 h. 45 du matin, la température est 5°2. A 11 h. 45 et à 11 h. 47 je prends des mesures.

$\theta = 5°5$. *Allolob. putris A* (*suite*), *18 mars 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	24 h. 02 m.	24,05	24,06	24,07	24,08	24,09
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,4 [1]	2,25	1,50	2,10	1,70	1,90

Moyenne générale : 2,14

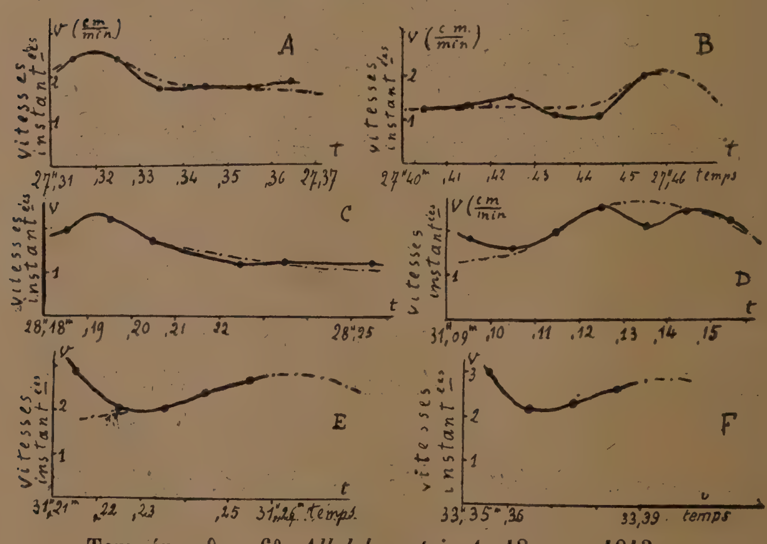
[1] Par proportion sur mesure relative à une demi-minute.

$\theta = 5°2$. *Allolob. putris A* (*suite*). *18 mars 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	24 h. 16 m.	24,17	24,18
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,10	1,50	1,70
Durée de séjour :	24 h. 19 m.	24,20	24,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,88	1,20	1,70

Moyenne générale : 1,51
(Influencée par l'expérience précédente très proche)

Courbes d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 6°$. *Allolob. putris A.* 18 mars 1913.
A : $\theta = 5°8$ B : $\theta = 5°8$ C : $\theta = 5°7$
D : $\theta = 5°8$ E : $\theta = 6°$ F : $\theta = 6°$

Fig. 31.

Durée de séjour :	24 h. 23 m.	24,24	24,25	24,26
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,30	1,10	0,90	0,85

Moyenne générale : 1,02
(Influencée par l'expérience précédente très proche)

$\theta = 5°8$. *Allolob. putris A. 18 mars 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	27 h. 31 m.	27,32	27,33
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,45	2,45	1,75
Durée de séjour :	27 h. 34 m.	27,35	27,36
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,80	1,75	1,9 (1)

(1) Par proportion sur une demi-minute. Moyenne : 2,0.

Durée de séjour :	27 h. 40 m.	27,41	27,42
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,25	1,32	1,50
Durée de séjour :	27 h. 43 m.	27,44	27,45
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,10	1,10	2,0

Moyenne : 1,38
(abaissée par l'expérience précédente, terminée 4 minutes plus tôt)

Moyenne générale : 1,7

Tempér. : $\theta = 5°7$ *et* $5°8$. *Allolob. putris A (suite). 18 mars 1913.*
Lumière du jour puis électrique.

	θ : 5°7			
Durée de séjour :	28 h. 18 m.	28,19	28,20	28,21
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,95	2,2	1,70	1,8 (1)
Durée de séjour :	28 h. 22 m.	28,23	28,24	28,25
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,2	1,25	1,75 (2)	1,25

Moyenne : 1,63

(1) Dévie de 45° à droite.
(2) Dévie de 45° à gauche.

	θ : 5°8			
Durée de séjour :	31 h. 09 m.	31,10	31,11	31,12
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,8	1,6 [1]	1,95	2,55
Durée de séjour :	31 h. 13 m.	31,14	31,15	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,1	2,45	2,25	

Moyenne : 2,1
(lumière électrique allumée depuis peu, après une période d'obscuration)

[1] Dévie de 45° à droite.

θ = *6°. Allolob. putris A. 18 mars 1913. Lum. électr.*

Durée de séjour :	31 h. 21 m.	31,22	31,23	31,24	31,25
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,9	2,05	2,05	2,4	2,70

Moyenne : 2,42
(lumière électrique allumée depuis peu après période d'obscuration)

Durée de séjour :	33 h. 35 m.	33,36	33,37	33,38
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,1 [1]	2,2	2,35	2,65

Moyenne générale : 2,57
(la lumière vient d'être rallumée)

[1] L'excitation de transport précipite d'abord la marche. La lumière électrique vient d'être rallumée, après une nouvelle période d'obscuration, entre 7 h. 10 et 9 h. 15 du soir.

Durée de séjour :	33 h. 45 m.	33 h. 46 m.
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,6	3,0

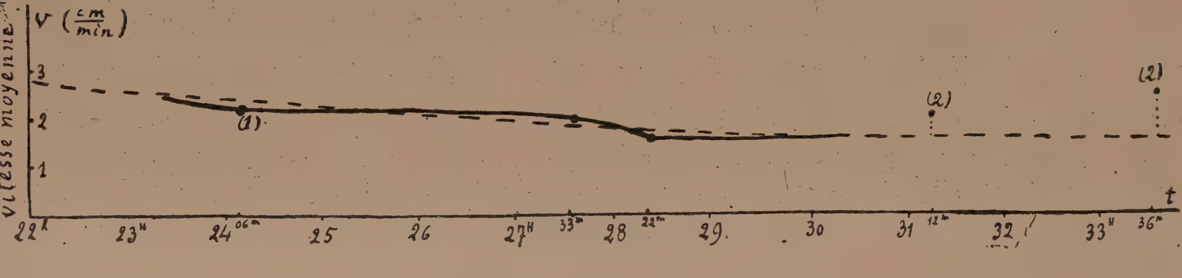
Moyenne : 2,80
(lumière rallumée depuis peu)

Le jour suivant, 19 mars, surlendemain du début de l'expérience, à 10 h. 50 du matin je découvre le cristallisoir. La température est à ce moment de 5°2. A 11 heures je déplace le Ver. Mesure à 11 h. 02 (47 h. 19 m. de séjour).

θ = *5°9 et 6°. Allolob. putris A (suite).*
19 mars 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	47 h. 19 m.	47,20	47,21
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,95	2,28	1,90

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 5^{\circ}5\text{-}6^{\circ}$. *Allolobophora putris A.* 18 mars 1913 (2e journée).

Fig. 32.

(1) Vitesse mesurée 2 heures après l'enlèvement du voile.

(2) La valeur des vitesses se relève à 6 h. 53 du soir (31 h. 12 m. de séjour) et à 9 h. 15 (33 h. 36 m. de séjour), parce qu'au moment de prendre la mesure, la lumière électrique vient d'être allumée après que le Ver a subi, chaque fois, une période d'obscuration prolongée (2 heures environ).

Durée de séjour :	47 h. 22 m.	47,23	47,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,35	1,55	1,55 (¹)
		Moyenne : 1,93	

Durée de séjour :	47 h. 47 m.	47,48	47,49	47,50	47,51
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,1 (²)	2,1	2,1	2,1	1,80
			Moyenne : 2,23		

(¹) Par proportion sur demi-minute.
(²) Accélération due au transport.

TEMPÉRATURE : 5°5-6°

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA

I. — Individu B_1

I. — Expérience préliminaire

Le 17 mars 1913 je fais ramper sur le disque, recouvert de terre humide, du cristallisoir-calorimètre dont la température est 12°4, un *Allolobophora fœtida* B_1. Les jours précédents il a vécu dans le terreau humide, à la même température sensiblement. Je prends plusieurs mesures de la vitesse de reptation entre 11 h. et 11 h. 30.

Tempér. 12°4. Allolob. fœtida B_1. *17 mars 1913. Lum. du jour.*

Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:

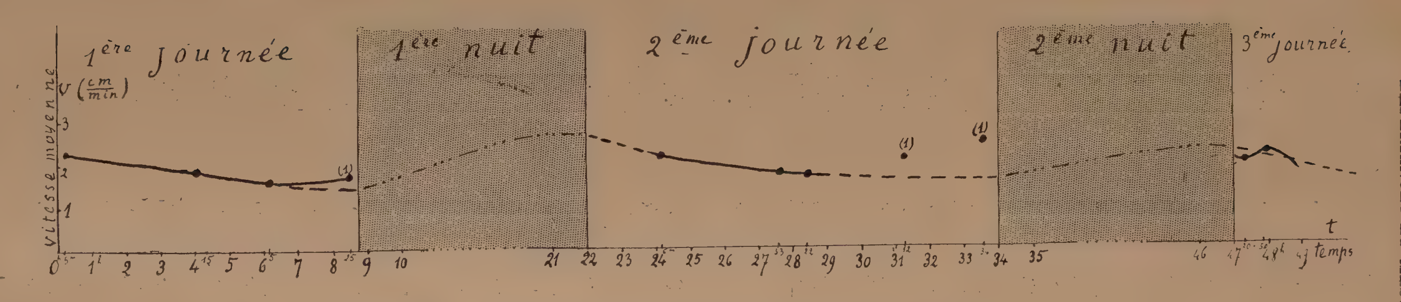
1re demi-minute :	4,53	8,63	5,0	9,3	9,60 (¹)
2e demi-minute :	4,10		4,3		
	Moyenne : 9 cm. 18.				

(¹) Par proportion.

II. — Expérience à 5°5-6°

A midi 10 m., je mets B_1 dans le calorimètre à la température de 5°5. A midi 17 m. 30 s. je prends la première mesure.

Courbe de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 5°5. *Allolobophora putris A*. 17, 18 et 19 mars.

Fig. 33.

(1) La valeur de la vitesse se relève à la fin de la première journée, ainsi qu'à la fin de la seconde journée, parce que la lumière avait été éteinte pendant deux heures avant la prise des mesures (influence reconstituante d'une période d'obscuration).

θ = 5°5 et 5°9. Allolob. fœtida B_1. 17 mars 1913. Lum. du jour.

	θ : 5°5			
Durée de séjour :	0 h. 08 m.	0,09	0,10	0,11
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,88	1,60	1,90	1,66

Moyenne : 1,76

		θ : 5°9		
Durée de séjour :		2 h. 35 m.	2,36	2,37
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:		1,81	1,50	2,20
Durée de séjour :	2 h. 38 m.	2,39	2,40	2,41
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,14	* (1)	2,28	2,60

Moyenne : 2,09

(1) Tourne de 90° à gauche.

θ = 6° et 5°7. Allolob. fœtida B_1. 17 mars 1913. Lum. du jour.

	θ : 6°				
Durée de séjour :	3 h. 01 m.	3,02	3,03	3,04	3,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,2	1,60	2,3 (1)	1,50	1,60
Durée de séjour :	3 h. 06 m	3,07	3,08	3,09	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,60	1,53	1,22	2,1	

Moyenne : 1,78

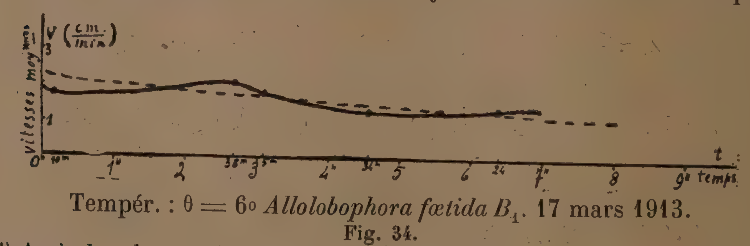
(1) Dévie de 45° à gauche.

	θ : 5°7				
Durée de séjour :	4 h. 29 m.	4,30	4,31	4,32	4,33
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,2	1,5	1,25	1,50	1,00
Durée de séjour :	4 h. 34 m.	4,35	4,36	4,37	4,38
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,2	0,8 (1)	0,8 (1)	1,3	1,55

Moyenne générale : 1,30

(1) Par proportion d'après la distance parcourue en 2 minutes.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 6° *Allolobophora fœtida B_1*. 17 mars 1913.

Fig. 34.

(1) Après deux heures d'obscuration.

θ = 5°6 et 5°5. Allolob. fœtida B_1. 17 mars 1913. Lum. électrique.

	θ : 5°6					
Durée de séjour :	6 h. 22 m.	6,23	6,24	6,25,	6,26	6,27
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,60	1,68	1,20	*(1)	0,75	1,50

Moyenne : 1,34

(1) Tourne de 90° à gauche.

	θ : 5°5			
Durée de séjour :	8 h. 56 m.	8,57	8,58	8,59
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,7	2,75	2,35	2,9

Moyenne : 2,68 (après 2 h. d'obscuration)

(2) La terre a été fortement humectée à 7 heures du soir et la *lumière éteinte* de 7 heures à 9 heures.

Remarque. — La lumière *a été éteinte pendant deux heures*, avant la dernière expérience, ce qui explique les fortes valeurs de la vitesse.

Le lendemain matin 18 mars, à 9 h. 54 m., quand je découvre le cristallisoir-calorimètre, la température est 5°2.

θ = 5°5. Allolob. fœtida B_1 (suite). 18 mars 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	21 h. 57 m.	21,58	21,59	22,00
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,95	2,60	3,6	2,80

Durée de séjour :	22 h. 01 m.	22,02	22,03
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,8	*(1)	3,50

Moyenne : 3,04

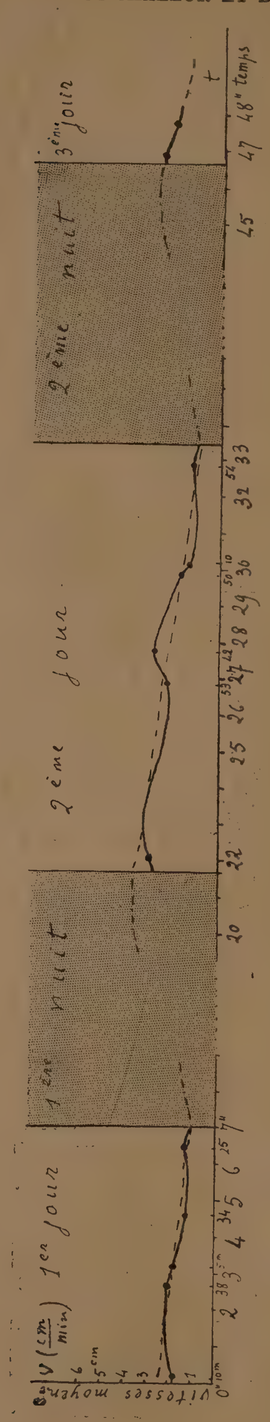
(1) Change de direction : tourne de 90° à droite.

Durée de séjour :	22 h. 06	22,07	22,08	22,09	22,10
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,1		3,0	2,8	2,9

Moyenne : 2,95

	θ : 5°9
Durée de séjour :	22 h. 33 m.
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,45

Courbe d'ensemble des variations de la vitesse moyenne au cours de plusieurs jours.

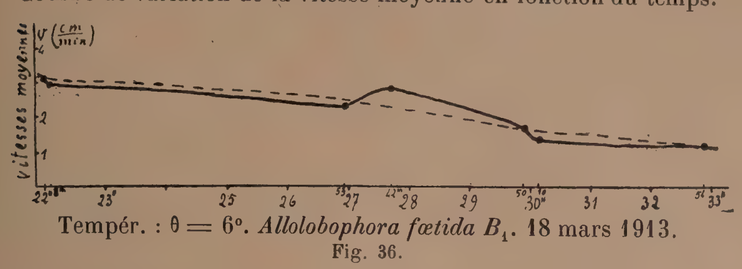


Tempér. : $\theta = 6^\circ$. *Allolobophora fœtida* B_1. 17, 18 et 19 mars 1913.

Fig. 35.

A midi 05 m. (23 h. 55 m. de séjour) B_1 est allongé, immobile. Il est dans une phase de torpeur ($\theta = 5°5$).

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 6°$. *Allolobophora fœtida* B_1. 18 mars 1913.
Fig. 36.

Tempér. : $\theta = 5°6$. Allolobophera fœtida B_1*. 18 mars 1913.*
Lumière du jour puis électrique.

Durée de séjour :	26 h. 51 m.	26,52	26,53
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,14	2,80	2,23
Durée de séjour :	26 h. 54 m.	26,55	26,56
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,30	2,3	2,1

Moyenne : 2,31

Durée de séjour :	27 h. 41 m.	27,42	27,43
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,65	2,95	3,0

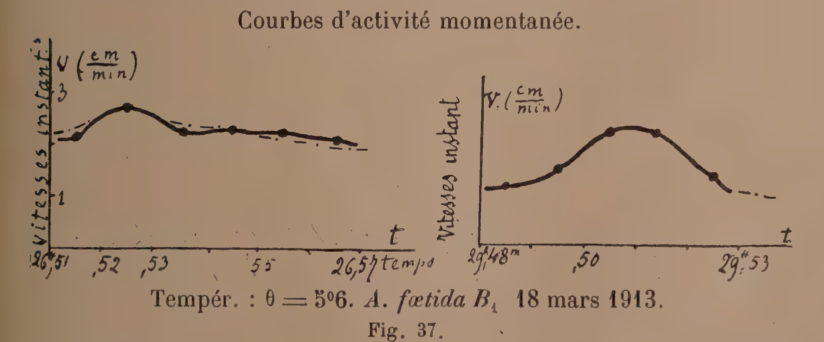
Moyenne : 2,86

Durée de séjour :	29 h. 48 m.	29,49	29,50	29,51	29,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,12	1,48	2,17 (1)	2,17 (1)	1,35

Moyenne : 1,66

(1) Dévie de 30° à droite ; valeur déduite d'une mesure sur 2 minutes.

Courbes d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 5°6$. *A. fœtida* B_1 18 mars 1913.
Fig. 37.

θ = 5°6 et 6°. Allolob. fœtida B₁. 18 mars 1913. Lum. électr.

Durée de séjour :	30 h. 09 m.		30,10	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,18		1,45	
	Moyenne : 1,32			
Durée de séjour :	32 h. 51 m.	32,52	32,53	32,54
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,1	1,15	1,45 (¹)	0,82 (¹)
			Moyenne : 1,14	
Durée de séjour :	32 h. 55 m.	32,56	32,57	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	0,75 (²)	1,85 (³)	1,40	
	Moyenne : 1,30			
	Moyenne : 1,22			

(¹) Change de direction : tourne de 90° à gauche.
(²) Tourne de 90° à droite.
(³) Tourne de 90° à gauche.

	θ : 6°	
Durée de séjour :	33 h. 27 m.	33,28
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,1 (¹)	1,8 (¹)
	Moyenne : 1,95 (?)	

(¹) C'est un cas optimum : en général la marche est mauvaise ; l'animal change souvent de direction.

Le lendemain 19 mars (3ᵉ jour d'expérience) à 10 h. 50 m. matin je découvre le calorimètre.

θ = 5°9 et 6°1. Allol. fœtida B₁ (suite). 19 mars 1913. Lum. du jour.

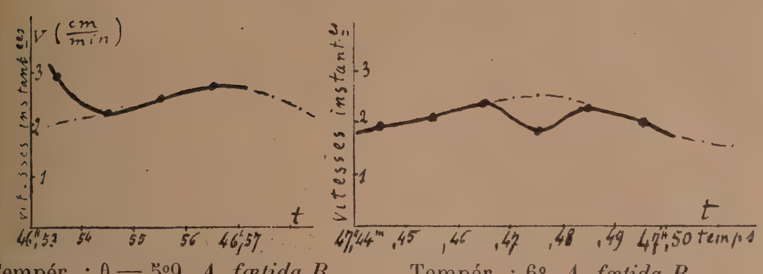
	θ : 5°9			
Durée de séjour :	46 h. 53 m.	46,54	46,55	46,56
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,95	2,18	2,50	2,70
	Moyenne : 2,58			

	θ : 6°1		
Durée de séjour :	47 h. 44 m.	47,45	47,46
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,9	2,1	2,4

Durée de séjour :	47 h. 47 m.	47,48	47,49
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,8	2,3	2,0

Moyenne : 2,08

Ondes d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 5°9. *A. fœtida B*$_1$. 19 mars 1913.

Tempér. : 6°. *A. fœtida B*$_1$ 19 mars 1913. Après 47 h. 44 m.

Fig. 38.

II. — Individu *B*$_2$

1° Expérience préliminaire

Le 17 mars 1913 un *Allolobophera fœtida B*$_2$ pris à 12°4 est placé dans un cristallisoir-colorimètre à la même température. Mesure de la vitesse de reptation :

Tempér. : θ = 12°4. Allolob. fœtida B$_2$. *17 mars 1913. Lumière du jour.*

Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:

1re demi-minute	5,70	10,95	7,5	15[1]	6,0	12
2e demi-minute	5,25		0,0		6,0	

Moyenne : 12,65

[1] Par proportion.

2° Expérience à 5°5-6°

A midi 15 m. 1/2 je mets *B*$_2$ dans le calorimètre à 5°4. Disque recouvert de terre humide. Parois du calorimètre mouillées. A midi 16 m., mesure :

θ = 5°5. Allolob. fœtida B_2. 17 mars 1913. Lum. du jour.

	θ : 5°5				
Durée de séjour :	0 h. 00 m. 1/2	0,01 1/2	0,02 1/2	0,03 1/2	0,04 1/2
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,3	1,55	1,95	1,20	2,45

Moyenne : 1,89

	θ : 6°,4			
Durée de séjour :	3 h. 05 m.	3,06	3,07	3,08
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,7	2,72	2,10 (1)	1,80
Durée de séjour :	3 h. 09 m.			
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,35 (2)			

Moyenne : 2,33

(1) Dévie de 60° à gauche.
(2) Tourne de 90° à droite.

θ = 5°9 et 5°5. Allolob. fœtida B_2. 17 mars 1913. Lum. électr.

	θ : 5°9					
Durée de séjour :	4 h. 09 m.	4,10	4,11	4,12	4,13	4,14
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,1	1,95	1,75	2,22	2,70	2,45

Moyenne : 2,2

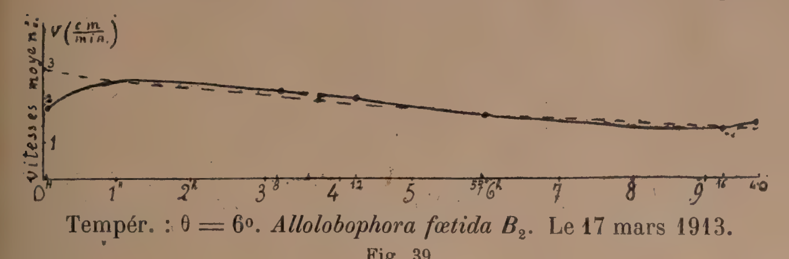
	θ : 5°5			
Durée de séjour :	5 h. 49 m.	5,50	5,51	5,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,6	2,05	2,85	1,95

Durée de séjour :	5 h. 59 m.	6,00	6,01	6,02	6,03	6,04	6,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,1	1,2	1,5	1,1	1,05	1,8	1,5

Moyenne : 1,7

La terre, à 7 heures, a été fortement mouillée.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 6°. *Allolobophora fœtida B_2*. Le 17 mars 1913.
Fig. 39.

θ = 5°9. Allolob. fœtida B_2. 17 mars 1913. Lum. électr.

Durée de séjour :	9 h 13 m.	9,14	9,15	9,16
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,35	1,22 (¹)	1,22 (¹)	1,10 (¹)
Durée de séjour :	9 h. 17 m.	9,18	9,19	9,20
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,70 (¹)	1,37	2,15	1,63

Moyenne : 1,34

(¹) Trajectoire légèrement sinueuse.

Durée de séjour :	9 h. 39 m.	9,40	9,41	9,42
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,35	1,40	1,70	1,75

Moyenne : 1.54

Le lendemain matin 18 mars à 9 h. 54 m., j'ôte le voile du cristallisoir. Température : 5°4.

Tempér. : θ = 5°7. Allolob. fœtida B_2 (suite). 18 mars 1913.
Lumière du jour.

Durée de séjour :	22 h. 18 m.	22,19	22,20	22,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,15	2,25	2,2	2,5
Durée de séjour :	22 h. 22 m.	22,23	22,24	22,25
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,4	2,7	3,4	4,30 (¹)

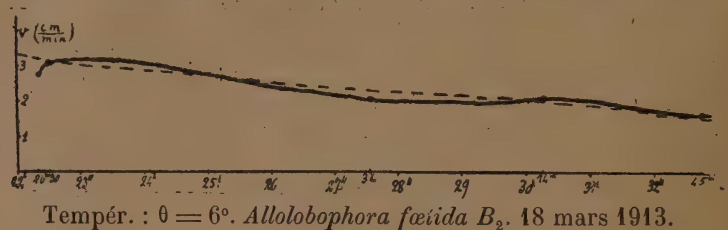
Moyenne : 2,74

(¹) Par proportion sur une demi-minute.

Durée de séjour :	De 22 h. 26 m. à 22 h. 31 1/2
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$	Moyenne par minute : 3,1



Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 6°. *Allolobophora fœtida* B_2. 18 mars 1913.
Fig. 40.

A midi 05 m., B_2 est allongé immobile : phase de torpeur.

θ = 5°6. Allolob. fœtida B_2. *18 mars 1913. Lum. du jour puis électr.*

Durée de séjour :	27 h. 32 m.	27,33	27,34	27,35	27,36
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,4	2,0	2,2	2,15	2,50

Moyenne : 2,05

Durée de séjour :	30 h. 11 m.	30,12	30,13	30,14	30,15	30,16
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,68	1,8	2,20	2,1	2,3	2,3

Moyenne : 2,06

Durée de séjour :	32 h. 44 m.	32,45	32,46	32,47
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,5	1,75	1,68	1,65

Moyenne : 1,64

Le jour suivant, 19 mars (troisième jour d'expérience), à 10 h. 50 m. du matin, j'ôte le voile qui couvrait le cristallisoir. Mesure à 11 h. 15 m. (47 heures de séjour), et à 11 h. 37 m.

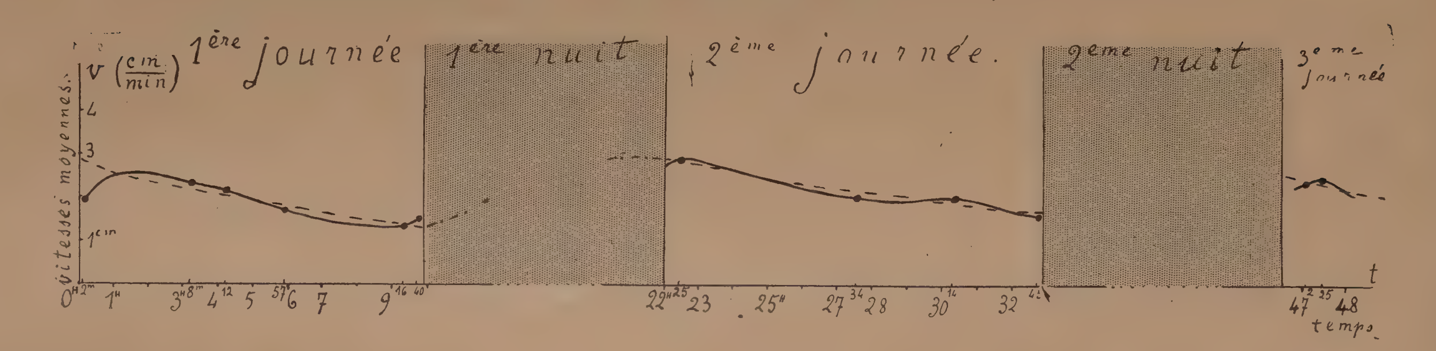
θ = 6° et 6°4. Allolob. fœtida B_2. *19 mars 1913. Lum. du jour.*

	θ : 6				
Durée de séjour :	47 h. 00 m.	47,01	47,02	47,03	47,04
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,40	2,45	2,36	2,45	2,20

Moyenne : 2,37

	θ : 6°4		
Durée de séjour :	47 h. 22 m.	47,23	47,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,2	2,9	2,84

Courbe d'ensemble des variations de la vitesse moyenne au cours de plusieurs journées.



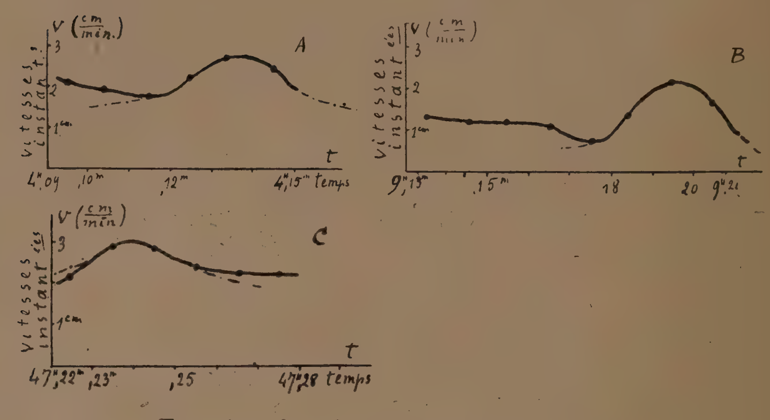
Tempér. : 0 = 6°. *Allolobophora fœtida* B_2. 17, 18 et 19 mars 1913.

Fig. 41.

Durée de séjour :	47 h. 25	47,26	47,27
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,40	2,25	2,20

Moyenne : 2,47

Courbes d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 6° *Allolobophora fœtida* B_2.
A et B : 17 mars 1913. Tempér. : θ = 5°9.
C : 19 mars 1913. Tempér. : θ = 6°4.

Fig. 42.

TEMPÉRATURE 10°

ALLOLOBOPHORA PUTRIS

Le 27 mai 1913, deux *Allolobophora putris A* et *B* sont tirés du terreau humide où ils vivaient depuis plusieurs jours, et placés pendant une heure dans un petit cristallisoir. Celui-ci, garanti contre la lumière par un voile épais, contient un peu de terre.

Le même jour, à 11 h. 30 m. du matin, *A* et *B* sont introduits dans le cristallisoir-calorimètre. La température de celui-ci est de 10° (Terre humide, parois mouillées, cupule d'eau où plonge du papier buvard). Lumière très bonne.

I. — Individu *A*.

A 11 h. 44 m. (0 h. 14 m. de séjour dans le calorimètre) : première mesure :

θ = 9°6-10°5. Allolobophora putris A. 27 mai 1913. Lum. du jour.

θ : 9°6

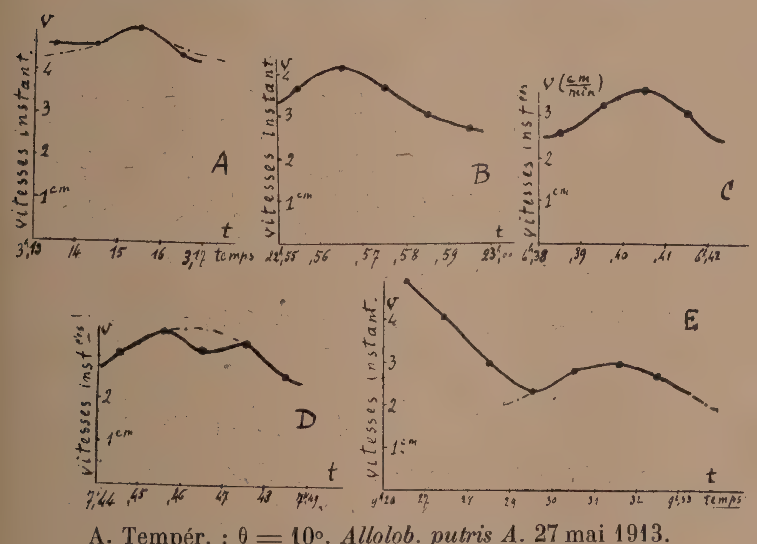
Durée de séjour :	0 h. 14 m.	0,15	0,27	0,28	0,29
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,8	4,4	5,7	5,2	6,0

Moyenne : 5,41

θ : 9°8

Durée de séjour :	3 h. 02 m.	3,03
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,05	6,5

Courbes d'activité momentanée. Tempér. : θ = 10° C.



A. Tempér. : θ = 10°. *Allolob. putris A.* 27 mai 1913.
B. Tempér. : θ = 9°5. *Allolob. putris A.* 28 mai 1913.
C. Tempér. : θ = 10°. *Allolob. putris A.* 27 mai 1913.
D. Tempér. : θ = 10°5. *Allolob. putris A.* 27 mai 1913.
E. Tempér. : θ = 10°5. *Allolob. putris A.* 27 mai 1913.

Fig. 43.

	θ : 10°5			
Durée de séjour :	3 h. 13 m.	3,14	3,15	3,16
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,6	4,6	5,0	4,4
	Moyenne : 5,2			

θ = *9°6-10°. Allolob. putris A. 27 mai 1913. Lum. du jour.*

	θ : 9°6	
Durée de séjour :	5 h. 45 m.	5,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,7 (¹)	3,5

Durée de séjour :	5 h 51 m.	5,52	5,53	5,54	5,55	5,56
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,0	3,75	5,4	4,40	*(²)	3,2
		Moyenne : 3,71				

(¹) Fin d'une reptation.
(²) Tourne de 60° à gauche.

	θ : 10°			
Durée de séjour :	6 h. 38 m.	6,39	6,40	6,41
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,6	3,25	3,60	3,1
	Moyenne : 3,14			

θ = *10°5 Allolob. putris A. 27 mai 1913. Lum. électr.*

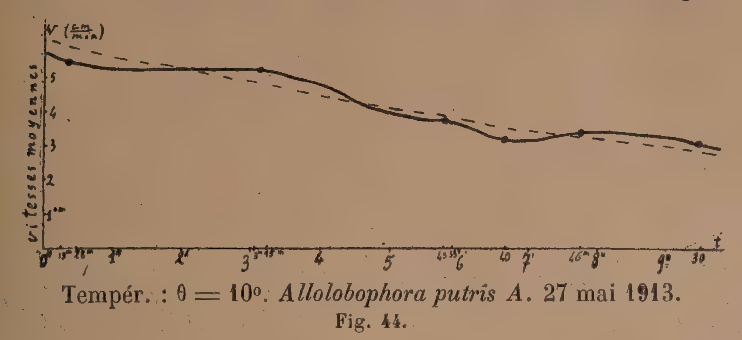
Durée de séjour :	7 h. 44 m.	7,45	7,46	7,47	7,48
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,1	3,6	3,15	3,35	2,55
		Moyenne : 3,35			

Durée de séjour :	9 h. 26 m.	9,27	9,28	9,29	9,30	9,31	9,32
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,0(¹)	4,1	3,0	2,3(²)	2,8	2,95	2,7
			Moyenne : 3,11				

(¹) Aussitôt après l'excitation de transport.
(²) Tourne de 60° à gauche.

Remarque. — La lumière électrique allumée sans interruption jusqu'à cette heure.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 10°. *Allolobophora putris A.* 27 mai 1913.
Fig. 44.

Le lendemain matin, 28 mai 1913, à 9 h. 40 (22 h. 10 m. de séjour), au moment où j'enlève le voile qui couvre le colorimètre, la température de celui-ci est 10°. A 9 h. 55 (22 h. 25 m. de séjour) je prends une mesure de vitesse.

Tempér. : θ = 10° et 9°5. Allolob. putris A (suite). 28 mai 1913. Lumière du jour.

	θ : 10°		
Durée de séjour :	22 h. 25 m.	22,26	22,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,82	3,55	2,9
Durée de séjour :	22 h. 28 m.	22,29	22,30
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,3	2,7	2,8
		Moyenne : 3,01	

	θ : 9°5				
Durée de séjour :	22 h. 55 m.	22,56	22,57	22,58	22,59
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,65	4,1	3,65	3,0	2,7
			Moyenne : 3,42		

θ = 10°1 et 9°5. Allolob. putris A. 28 mai 1913. Lum. du jour.

	θ : 10°1			
Durée de séjour :	24 h. 28 m.	24,29	24,30	24,31
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,9	3,7	3,1	3,2

Durée de séjour :	24 h. 32 m.	24,33	24,34
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,5	2,5	2,0
		Moyenne : 2,7	

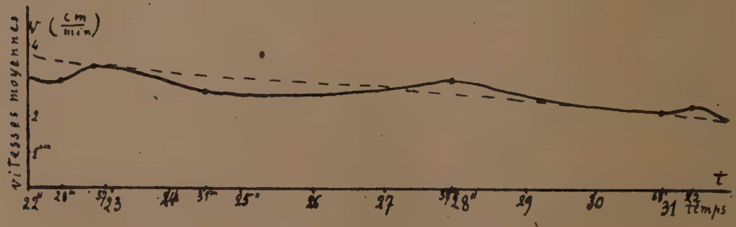
	θ : 9°5		
Durée de séjour :	27 h. 55 m.	27,56	27,57
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,88	2,85	3,30
Durée de séjour :	27 h. 58 m.	27,59	28,00
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,43	2,90	2,87
		Moyenne : 3,04	

θ = *9°6 et 10°. Allolob. putris A. 28 mai 1913. Lum. du jour puis électr.*

	θ : 9°6			
Durée de séjour :	30 h. 55 m.	30,56	30,57	30,58
Distance parcourne $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,85	2,85	3,1	2,05
Durée de séjour :	30 h. 59 m.	31,00	31,01	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,15	1,6	1,35	
		Moyenne : 2,14		

	θ : 10°				
Durée de séjour :	31 h. 20 m.	31,21	31,22	31,23	31,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,15	2,7	2,1		1,4
		Moyenne : 2,33			

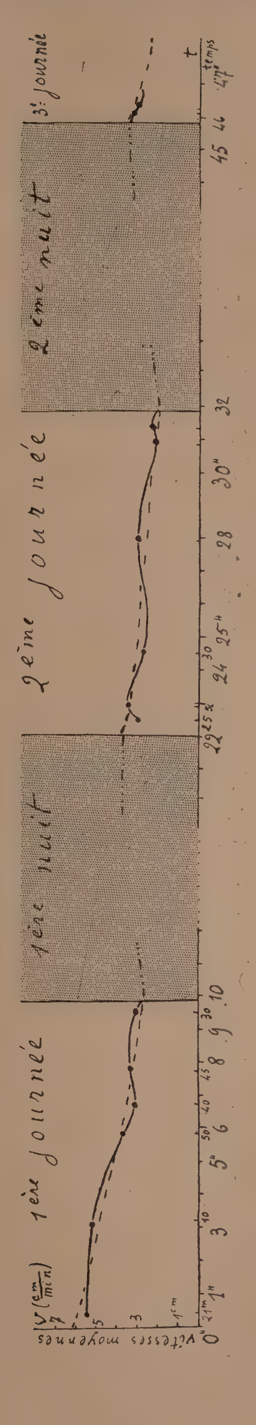
Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 10°. *Allolobophora putris A.* 28 mai 1913.

Fig. 45.

Courbe d'ensemble des variations de la vitesse moyenne au cours de plusieurs journées.



Tempér. : θ = 10°. *Allolobophora putris* A. 27, 28 et 29 mai 1913.

Fig. 46

θ = 10°. Allolob. putris A. 28 mai 1913. Lum. électr.

Durée de séjour :	31 h. 38 m.	31,39	31,40
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,65	3,3	3,0
Durée de séjour :	31 h. 41 m.	31,42	31,43
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,7	2,05	2,0
		Moyenne : 2,61	

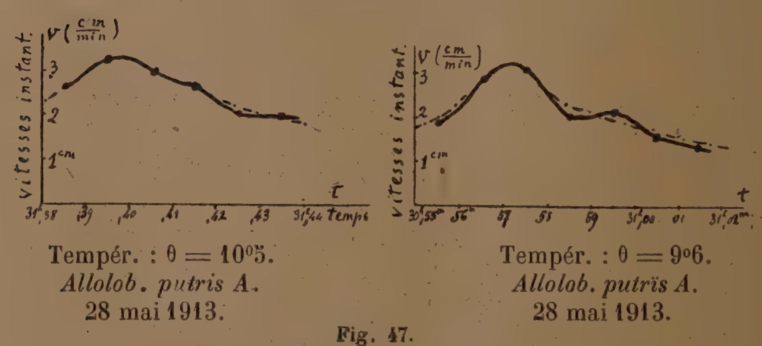
Le jour suivant, 29 mai (3[e] jour d'expérience), à 9 h. 27 du matin, je découvre le cristallisoir. A 9 h. 41 (46 h. 11 m. de séjour), je prends une première mesure, puis à 9 h. 49 une seconde.

Tempér. : θ = 10°1 et 9°9. Allolob. putris A (suite).
29 mai 1913. Lumière du jour.

	θ : 10°1			
Durée de séjour :	46 h. 11 m.	46,12	46,13	46,14
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,7	2,9	4,1	4,3
		Moyenne : 3,25		

	θ : 9°9		
Durée de séjour :	46 h. 19 m.	46,20	46,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,5	3,15	3,35

Courbes d'activité momentanée. θ = 10°.



Tempér. : θ = 10°5. *Allolob. putris A.* 28 mai 1913.

Tempér. : θ = 9°6. *Allolob. putris A.* 28 mai 1913.

Fig. 47.

Durée de séjour :	46 h. 22 m.	46,23	46,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,35	3,75	1,8
		Moyenne : 2,98	

TEMPÉRATURE 10°

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA D

Tiré d'un baquet contenant du terreau humide, et mis, une heure environ avant l'expérience, dans un petit cristallisoir préservé de la lumière. A 11 h. 38 du matin, le mardi 27 mai 1913, j'introduis l'*Allolobophora fœtida D* dans le cristallisoir-calorimètre. La température de celui-ci est de 10°. Journée chaude ; lumière belle. Première mesure à midi 19 (0 h. 41 m. de séjour).

Tempér. : θ = 10° et 9°5. Allolobophora fœtida D. 27 mai 1913. Lumière du jour.

	θ : 10°	
Durée de séjour :	0 h. 41 m.	0,42
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,2 (1)	10,9
	Moyenne : 8,5	
	θ : 9°5	
Durée de séjour :	2 h. 34 m.	2,35
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	9,8	9,6
	Moyenne : 9,7	
Durée de séjour :	2 h. 37 m.	2,38
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,0 (2)	10,9
	Moyenne : 8,5	

(1) Après le transport, il y a 2 minutes d'inhibition, puis le Ver se met à ramper rapidement.
(2) *Id.* : 2 minutes d'inhibition.

A la suite d'un accident (*D* s'est échappé et est tombé dans l'eau du pourtour) la température s'est élevée, tandis que je recherchais l'animal, de 4° (elle est montée à 14°) vers 4 heures. Elle a été ensuite ramenée à 10°. La mesure suivante a été prise environ une heure cinquante minutes après l'accident, c'est-à-dire à 5 h. 51 après-midi.

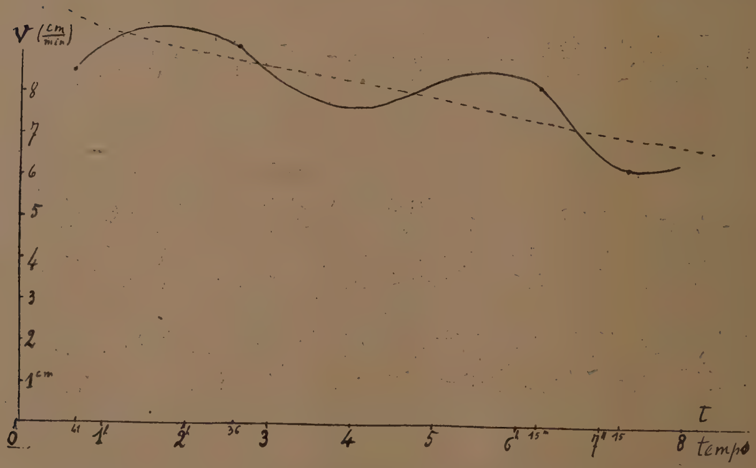
$\theta = 10°$. Allolob. fœtida D. 27 mai 1913. Lum. du jour puis électr.

Durée de séjour :	6 h. 13 m.		6,15	6,16
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	8,5		8,5	7,65
		Moyenne : 8,2		

Durée de séjour :	7 h. 12 m.	7,13	7,14	7,15
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,3	2,9	6,5	9,0

Durée de séjour :	7 h. 22 m.	7,23	7,24
Distance parcourue $\frac{cm.}{min}$:	2,55	7,7	11,4
		Moyenne : 6,2	

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 10°$. *Allolobophora fœtida D.* 27 mai 1913.
Fig. 48.

θ = 12°. Allolob. fœtida D. 27 mai 1913. Lum. électr.

Durée de séjour :	9 h. 56 m.	10,04	10,05	10,07
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	12 (?) (1)	9,0	12,4 (2)	11,6
	Moyenne : 11			

La vitesse est relevée parce que le Ver est resté dans l'obscurité de 7 h. 25 à 9 h. 50.

(1) Longue inhibition après transport, puis reptation très rapide.
(2) Par proportion sur un quart de minute.

Le lendemain 28 mai, à 9 h. 40 du matin, lorsque j'ôte le voile qui couvre le calorimètre, la température de celui-ci est 10°2. A 10 h. 19, mesure :

Tempér. : θ = 9°5 et 10°. Allolob. fœtida D (suite). 28 mai 1913. Lumière du jour.

	θ : 9°5		θ : 9°9	
Durée de séjour :	22 h. 41 m.	22,42	22 h. 44 m.	22,45
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	6,2 (1)	9,7	5,8 (1)	9,95
	Moyenne : 8,0		Moyenne : 7,9	

	θ : 10°1			
Durée de séjour :	23 h. 22 m.	23,27	23,28	23,29
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	10,3 (1)	4,2	7,75	9,6 (2)
	Moyenne : 7,2			

(1) Longue inhibition après le transport.
(2) Par proportion.

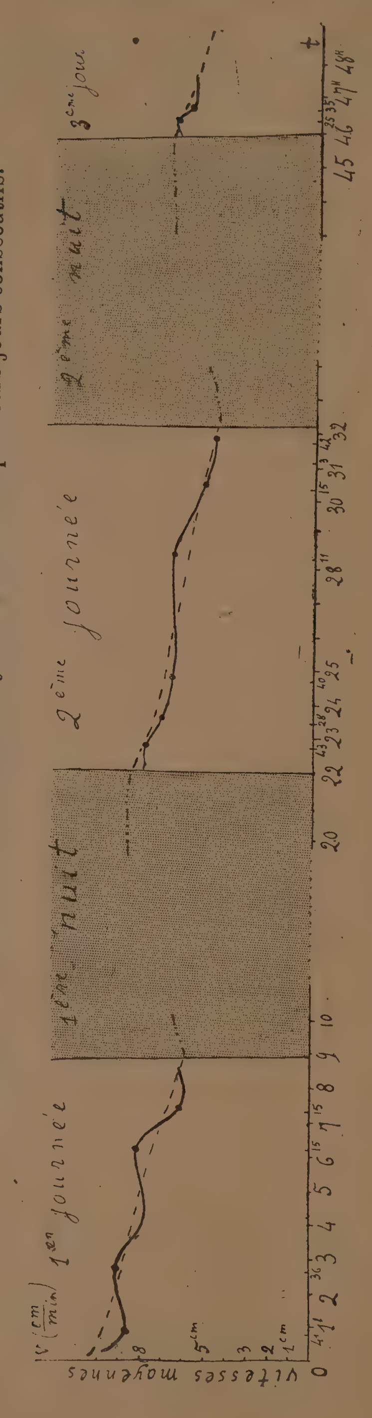
θ = 10°5 et 10°. Allolob. fœtida D. 28 mai 1913. Lum. du jour.

	θ : 10°5		
Durée de séjour :	24 h. 39 m.	24,40	24,41
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,75	7,25	9,2
	Moyenne : 6,7		

	θ : 10°		
Durée de séjour :	28 h. 10 m.	28,11	28,12
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,8	7,65	8,4 (1)
	Moyenne : 6,6		

(1) Par proportion.

Courbe d'ensemble des variations de la vitesse moyenne au cours de plusieurs jours consécutifs.



Tempér. : θ = 10°. *Allolobophora fœtida* D. 27, 28 et 29 mai 1913.

Fig. 49.

Durée de séjour :	30 h. 14 m.	30,15	30,16
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,2	5,2	8,15

Moyenne : 5,18

	θ : 10°1			
Durée de séjour :	31 h. 01 m.	31,02	31,03	31,04
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$	4,9	5,0	4,75	4,8

Moyenne : 4,85

Remarque. — Chaque reptation est précédée d'une période d'inhibition.

De 7 heures à 7 h. 18, je fais de vains essais pour faire ramper le Ver (lumière électrique allumée). Enfin, à 7 h. 18 il se met en marche : 31 h. 40 m. de séjour (voir les résultats des mesures au tableau suivant).

Le jour suivant, 29 mai (3e jour d'expérience), à 9 h. 17 du matin, je découvre le cristallisoir. La température à ce moment est 10°7. A 10 h. 03 (46 h. 25 m. de séjour) je prends une mesure (θ = 9°8) :

Tempér. : θ = 10°5 et 9°8. Allolob. fœtida D (suite).
28 mai et 29 mai 1913.

	θ : 10°,5			
Durée de séjour :	31 h. 40 m.	31,41	31,42	31,43
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	(1) 1,1	2,55	4,3	5,5

Moyenne : 3,46

	θ : 9°8		
Durée de séjour :	46 h. 25 m.	46,26	46,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,4	7,0	8,0

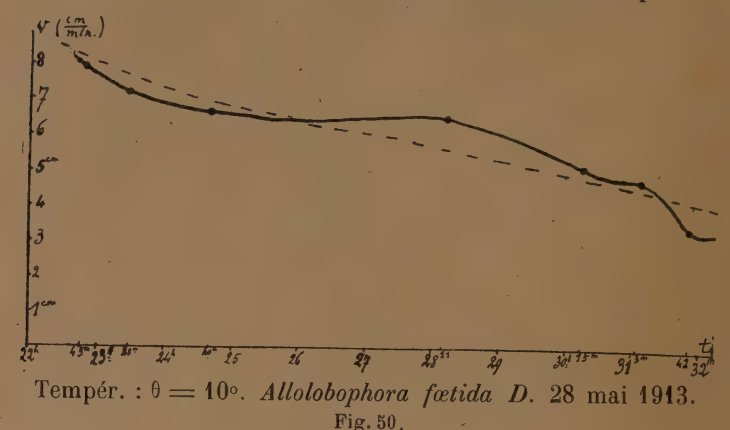
Moyenne : 6,8

Durée de séjour :	46 h. 33 m.	46,34	46,35
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,6	6,2	7,5

Moyenne : 6,1

(1) Après une période d'immobilité de 18 minutes où les essais pour faire ramper le Ver demeurent vains.


Courbe de variation de la vitesse en fonction du temps.



Tempér. : θ = 10°. *Allolobophora fœtida D.* 28 mai 1913.

Fig. 50.

TEMPÉRATURE 18°

ALLOLOBOPHORA PUTRIS *A*

Le même individu *A* que dans l'expérience précédente à 10°, est tiré, le 3 juin, de la terre où il s'était enfoui, et placé, à 10 h. 39 du matin, à la lumière, sur la terre humide du cristallisoir-calorimètre. Il se met aussitôt à ramper. Température du calorimètre : 18°.

Tempér. : θ = 18°. Allolobophora putris A. 3 juin 1913. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 07 m.	0,08	0,09	0,16	0,17
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,1	7,8	12,4	8,85(1)	9,0

Moyenne : 8,6

(1) Est déjà en pleine reptation au début de la prise de mesure.

Durée de séjour :	1 h. 27 m.	1,28	1,29
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,8	7,75	7,6

Moyenne : 7,4

	θ : 17°8		
Durée de séjour :	3 h. 20 m.	3,21	3,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,4	7,1	5,2
	Moyenne : 5,9		

θ = *18°4 et 18°. Allolob. putris A. 3 juin 1913. Lum. du jour.*

	θ : 18°4	
Durée de séjour :	3 h. 33 m.	3,34
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,0	6,6

Durée de séjour :	3 h. 36 m.	3,37	3,38	3,39
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,6	6,0	6,9	7,4 (1)
	Moyenne : 6,1			

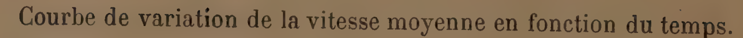
(1) Par proportion sur un quart de minute.

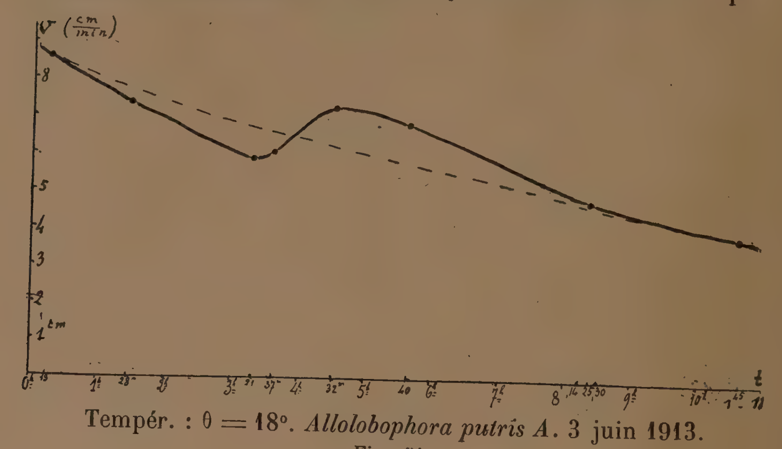
	θ : 18°		
Durée de séjour :	4 h. 31 m.	4,32	4,33
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,3	7,75	7,9
	Moyenne : 7,3		
Durée de séjour :	5 h. 39 m.	5,40	5,41
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,2	*	6,55
	Moyenne : 6,87		

θ = *18°. Allolob. putris A. 3 juin 1913. Lum. du jour puis électr.*

	θ : 18°		
Durée de séjour :	8 h. 13 m.	8,14	8,15
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,4	6,15	5,5
	Moyenne : 6,0		

	θ : 18°3		
Durée de séjour :	8 h. 23 m.	8,24	8,25
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,9	4,9	6,5
	Moyenne : 5,4		


Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 18°. *Allolobophora putris A*. 3 juin 1913.
Fig. 51.

Tempér. : θ = 18°2 à 18°5. Allolob. putris A (suite). 3 juin 1913. Lumière électrique.

	θ : 18°4		
Durée de séjour :	8 h. 28 m.	8,29	8,30
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,1	3,7	2,25
Durée de séjour :	8 h. 31 m.	8,32	8,33
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,65	4,05	5,2

Moyenne : 3,82

	θ : 18°2		
Durée de séjour :	10 h. 32 m.	10,33	10,34
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,8 (1)	5,1	8,0 (?) (2)

Moyenne : (deux prem. min. 3,9)

(1) La lumière a été éteinte de 7 h. 45 à 8 h. 45.
(2) Par proportion sur une demi-minute.

	θ : 18°5				
Durée de séjour :	10 h. 48 m.	10,49	10,50	10,51	10,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,55	3,6	3,6	3,6	3,9

Moyenne : 3,9

Le lendemain matin 4 juin 1913, à 10 h. 15, j'enlève le voile. La température est 17°,5.

Tempér. : θ = 18° à 18°2. Allolob. putris A (suite).
4 juin 1913. Lumière du jour.

	θ : 18°		
Durée de séjour :	24 h. 01 m.	24,02	24,03
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	7,6 (1)	6,45	6,1

	θ : 18°2		
Durée de séjour :	24 h. 05 m.	24,06	24,07
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	4,6	4,5	3,9
Durée de séjour :	24 h. 08 m.	24,09	24,10
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	4,0	3,6 (2)	3,2

Moyenne : 5,0

(1) Après plusieurs excitations de transport et déjà en marche.
(2) Changement de direction et rétraction pendant la seconde demi-minute.

	θ : 18°		
Durée de séjour :	24 h. 53 m.	24,54	24,55
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	5,45	6,2	6,2

Moyenne : 5,9

θ = 18° et 18°4. Allolob. putris A. 4 juin 1913. Lum. du jour.

	θ : 18°4			
Durée de séjour :	28 h. 06 m.	28,07	28,08	28,09
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$	4,7	5,5	4,75 (1)	5,0

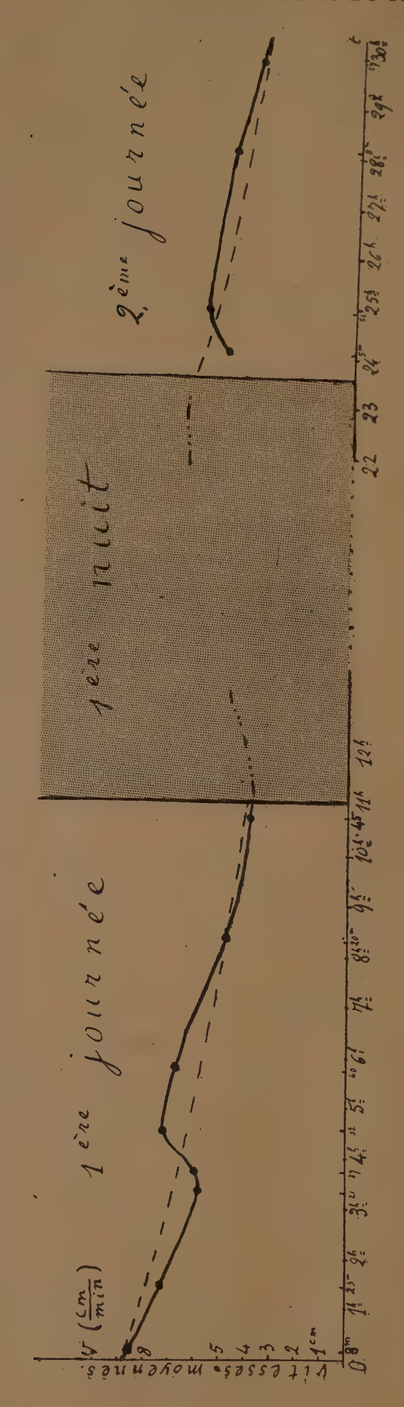
Moyenne : 4,95

(1) Jette la tête à droite et à gauche pendant la première demi-minute. Pendant la seconde demi-minute : 2,65, ce qui, par proportion, donnerait 5,3.

	θ : 18°			
Durée de séjour :	28 h. 19 m.	28,20	28,21	28,22
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,4	2,0	4,3	3,7



Courbe générale des variations de l'activité moyenne au cours de plusieurs journées consécutives.

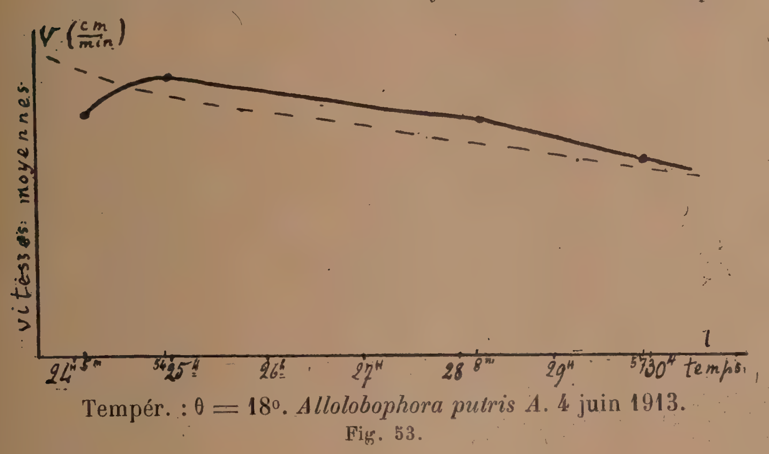


Tempér. : $\theta = 18°$. *Allolobophora putris A.* 3 et 4 juin 1913.

Fig. 52.

Durée de séjour :	28 h. 23 m.	28,24	28,25	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,3	2,8	3,0	
	Vitesse influencée par l'expérience précédente, qu'elle suit à 10 minutes			
Durée de séjour :	29 h. 56 m.	29,57	29,58	29,59
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,8	4,25	4,35	4,25
	Moyenne : 4,1			

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 18°. *Allolobophora putris A*. 4 juin 1913.
Fig. 53.

TEMPÉRATURE 18°

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA *D*

C'est le même individu *D* qu'à 10°. L'animal est tiré de la terre et mis à la lumière, sur la terre humide du disque-arène du calorimètre, à 10 h. 39 du matin, le 3 juin 1913. Il se met aussitôt à ramper. Température du calorimètre : 18°.

θ = *18°. Allolob. fœtida D. 3 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 29 m.	0,37	0,42	0,53	0,56
Distance parcourue $\frac{\text{cm}}{\text{min.}}$:	29,4 (1)	15,5	17,9	22,2	17,0
		Moyenne : 20,4			

Durée de séjour :	4 h. 01 m.	4,11	4,12	4,15
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	19,6	17,9	20,0	18,6

Moyenne : 19

(1) Par proportion sur un quart de minute. Le Ver est déjà en reptation depuis quelques instants.

Tempér. : θ = 18°. Allolobophora fœtida D. 3 juin 1913. Lumière du jour puis électrique.

Durée de séjour :	5 h. 24 m.	5,31	5,32
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	14,7	12,5	18,5 (1)

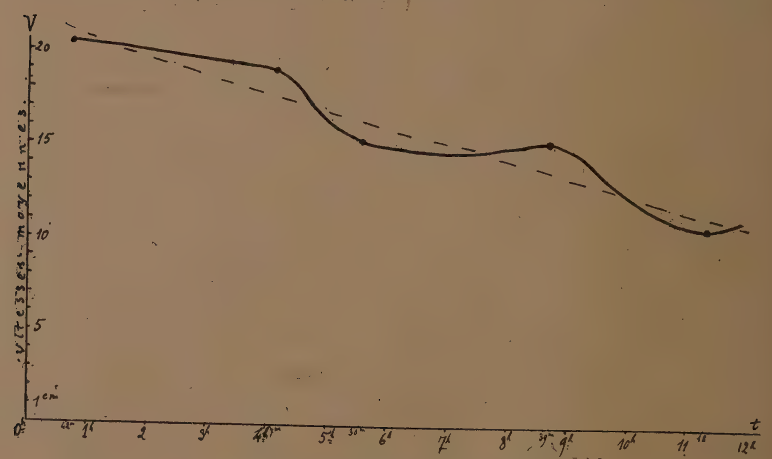
Moyenne : 15,2

(1) Par proportion sur 0 m. 25 sec.

Durée de séjour :	8 h. 36 m.	8,41	8,42
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	19,7	11,2	15,3

Moyenne : 15,4

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.

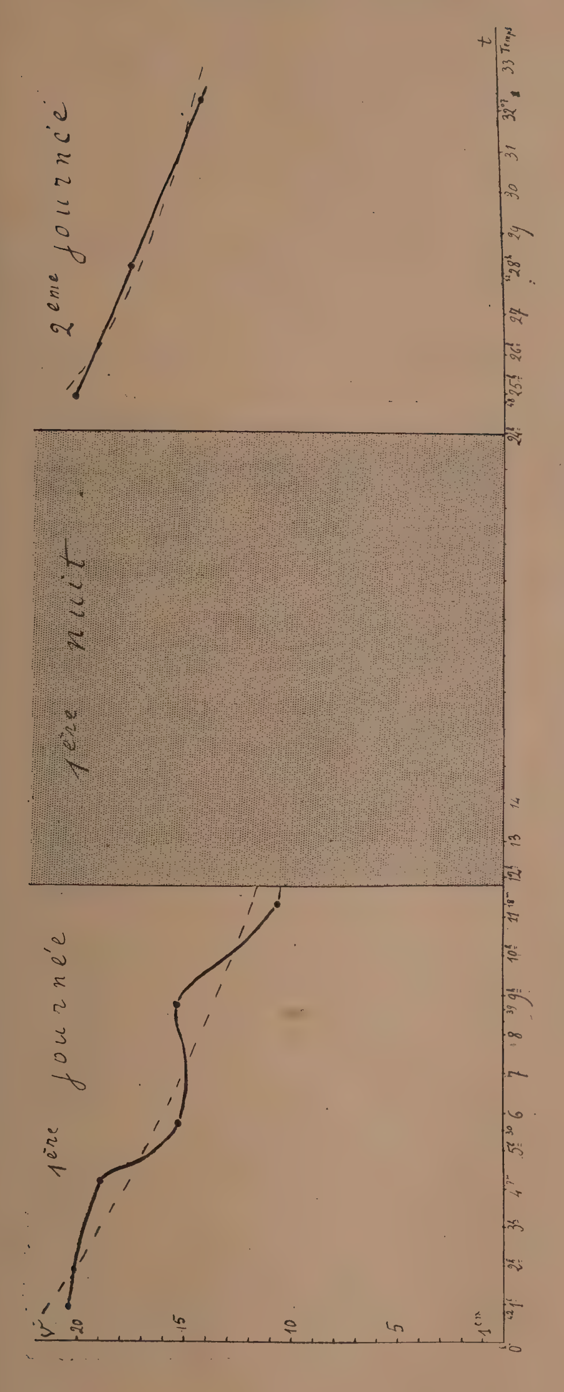


Tempér. : θ = 18°. *Allolobophora fœtida D.* 3 juin 1913.
Fig. 54.

θ = 18° à 18°4. Allolob. fœtida D. 3 juin 1913. Lum. électr.

	θ : 18°		θ : 18°1	
Durée de séjour :	11 h. 14 m.	11,15	11,20	11,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,0	12,17	6,5	12,55

Courbe générale de l'activité moyenne au cours de plusieurs journées consécutives.



Tempér. : θ = 18°. *Allolobophora fœtida* D. 3 et 4 juin 1913.

Fig. 55.

	θ : 18°4	
Durée de séjour :	11 h. 23 m.	11,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,65	19,8 (1)
	Moyenne : 10,6	

(1) Par proportion sur une demi-minute.

Le lendemain 4 juin, à 10 h. 15 m. du matin, j'enlève le voile qui couvre le calorimètre. La température est 17°,2. Je rétablis 18°.

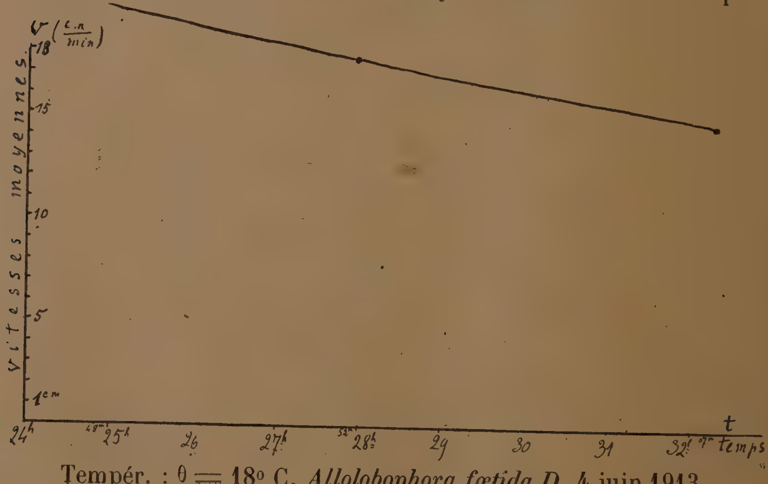
θ = *18°2 et 18°. Allolob. fœtida D. 4 juin 1913. Lum. du jour.*

	θ : 18°2			
Durée de séjour :	24 h. 36 m.	24,39	25,05	25,08
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	20,35	22,9	19,0	19,3
	Moyenne : 20,3			

	θ : 17°8		θ : 18°	
Durée de séjour :	27 h. 52 m.	27,53	32,06	32,08
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	15,35	19,9 (1)	11,85	17,1
	Moyenne : 17,6		Moyenne : 14,5	

(1) Par proportion sur 0 m. 25 s.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 18° C. *Allolobophora fœtida D.* 4 juin 1913.
Fig. 56.

TEMPÉRATURE 22°

ALLOLOBOPHORA PUTRIS A

Mis à 10 heures du matin à 22° le 6 juin 1913.

θ = 22° *Allolob. putris A. 6 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 28 m.	0,40	0,41	0,42	1,04	1,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	10	6,9	7,9	6,0	5,7	7,7
	Moyenne : 10		Moyenne : 7		Moyenne : 6,7	

θ = 21°5 à 21°9. *Allolob. putris A. 6 juin 1913. Lum. du jour.*

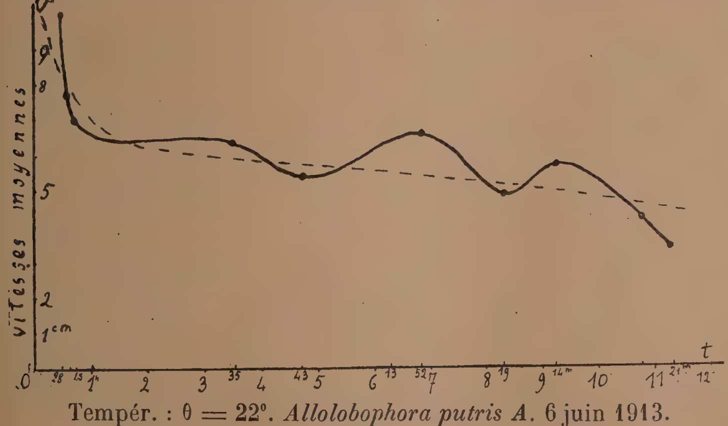
	θ : 21°5		θ : 21°9		
Durée de séjour :	3 h. 24 m.	3,25	3,38	3,39	3,40
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,7 (1)	5,7	5 (2)	7,25	8,2
			Moyenne : 6,37		

(1) Rétraction et changement de direction pendant la seconde demi-minute.
(2) Plusieurs changements de direction et rétractions pendant la première demi-minute.

Durée de séjour :	4 h. 36 m.	4,47	4,48	4,49	4,50
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,7	5,0	6,2	5,4	3,6
			Moyenne : 5,4 (3)		

(3) La lumière est diminuée par un nuage qui passe sur le ciel à ce moment.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 22°. *Allolobophora putris A.* 6 juin 1913.

Fig. 57.

θ = 22°. Allolob. putris A. 6 juin 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	6 h. 50 m.	6,51	6,52	6,53
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,6	7,8	7,0	4,1

Moyenne : 6,6

Durée de séjour :	8 h. 17 m.	8,18	8,19	8,20	8,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,0	6,3	5,6	4,0	3,3

Moyenne : 4,85

θ = 22°. Allolob. putris A. 6 juin 1913. Lum. du jour puis électr.

Durée de séjour :	9 h. 13 m.	9,14	9,15
Distance parcourue $\frac{\text{cm}}{\text{min.}}$:	6,4	5,0	5,6

Moyenne : 5,7

Durée de séjour :	10 h. 42 m.	10,43	10,44	10,45	10,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,8	4,7	4,2	3,5	3,8

Moyenne : 4,2

θ = 21°6. Allolob. putris A. 6 juin 1913. Lum. électr.

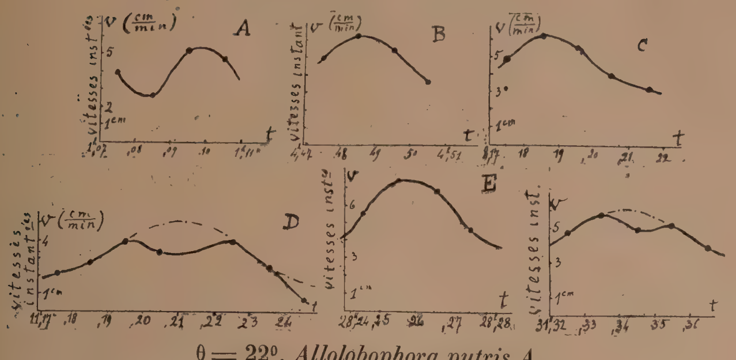
Durée de séjour :	11 h. 10 m.	11,11	11,12	11,17	11,18	11,19
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,9	4,8	4,9	2,1	2,8	4,0

Durée de séjour :	11 h. 20 m.	11,21	11,22	11,23	11,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,4		4,0	2,6	0,7

Moyenne : 3,32

Le lendemain matin, 7 juin, à 10 h. 45 m., j'enlève le voile noir qui recouvre le cristallisoir. La température est 20°2.

Courbes d'activité momentanée.

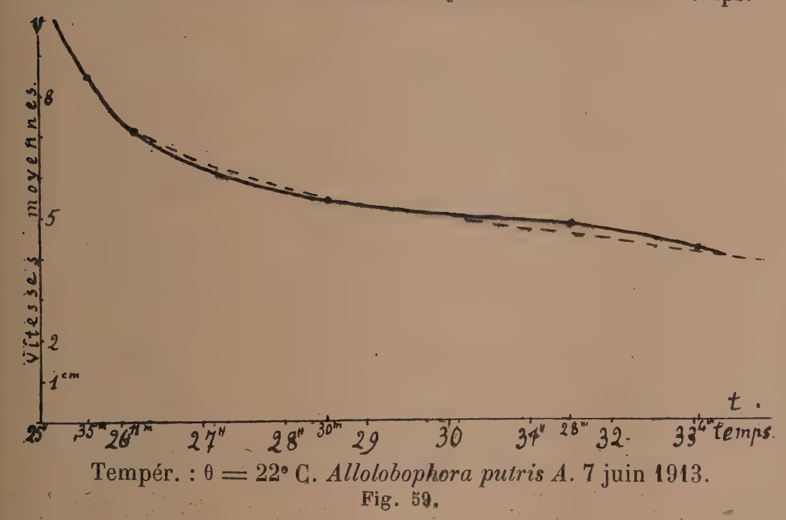


θ = 22°. *Allolobophora putris A.*

A : 6 juin 1913, θ = 22°
B — 21°
C — 22°
D : 6 juin 1913. θ = 22°
E : 7 juin 1913. θ = 21°9
F — 22°1

Fig. 58.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 22° C. *Allolobophora putris A.* 7 juin 1913.

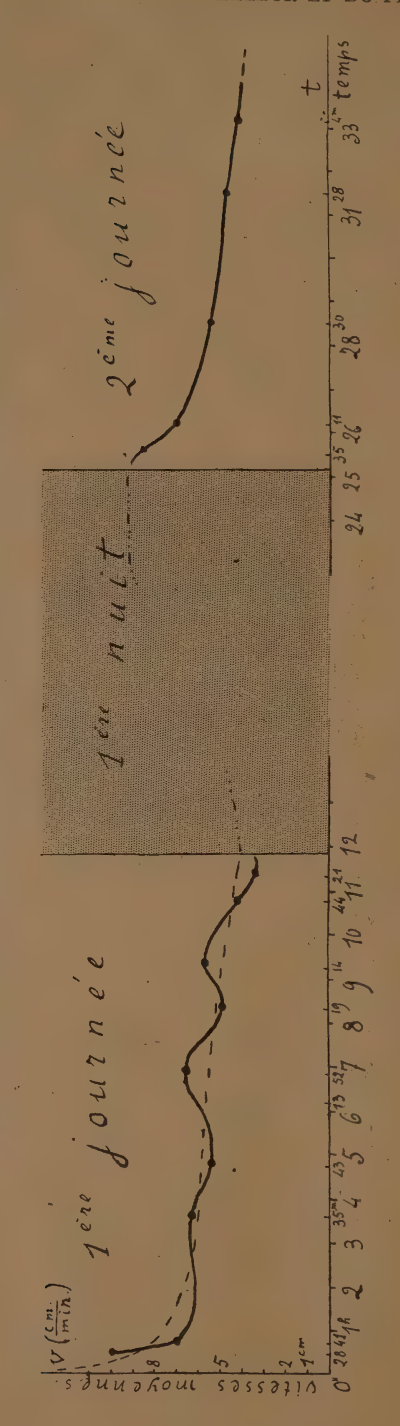
Fig. 59.

θ = 22°2. *Allolob. putris A. 7 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	25 h. 33 m.	25,34	25,37	25,38
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	8,4 (1)	9 (2)	8,3	8,4
		Moyenne : 8,5		

(1) Par proportion sur un quart de minute.
(2) Puis rétraction.

Courbe d'ensemble des variations de la vitesse moyenne au cours de plusieurs journées.



Tempér. : θ = 22°. *Allolobophora putris A.* 6 et 7 juin 1913.

Fig. 60.

Durée de séjour :	26 h. 08 m.	26,09	26,10	26,11
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,0 [3]	4,0	4,75	8,95

Durée de séjour :	26 h. 12 m.	26,13	26,14
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	10,4 [1]	10,4	5,2 [4]

Moyenne : 7,1

[3] Par proportion sur trois quarts de minute.
[4] Plusieurs rétractions pendant la première demi-minute. 6,9 par proportion sur la seconde demi-minute.

$\theta = 21^o7-22^o$. *Allolob. putris A. 7 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	28 h. 21 m.	28,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,9	6,5

Durée de séjour :	28 h. 24 m.	28,25	28,26	28,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,6 [1]	7,45	6,9	4,7 [2]

Durée de séjour :	28 h. 31 m.	28,32	28,33 / 28,34	28,35
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,9	3,2		2,5

Moyenne : 5,4

Durée de séjour :	31 h. 19 m.	31,20	31,21	31,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,2 [3]	4,95	4,2	4,6

Moyenne : 4,5

[1] Par proportion sur un quart de minute.
[2] Rétraction et changement de direction pendant la première demi-minute.
[3] Par proportion sur une demi-minute.

$\theta = 22^o1$. *Allolob. putris A. 7 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	31 h. 32 m.	31,33	31,34	31,35	31,36
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,75	5,7	4,9 [1]	5,2 [2]	4 [2]

Moyenne : 4,9

Durée de séjour :	33 h. 01 m.	33,02	33,03	33,04	33,05	33,06
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,2 [2]	3,8	2,3	[3]	5,7	4,2 [4]

Moyenne : 4,2

[1] Lève la tête durant quelques instants.
[2] Par proportion sur une demi-minute.
[3] On mouille le Ver pendant ce temps.
[4] Rétraction pendant une partie de la deuxième demi-minute.

TEMPÉRATURE 22°

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA *D.*

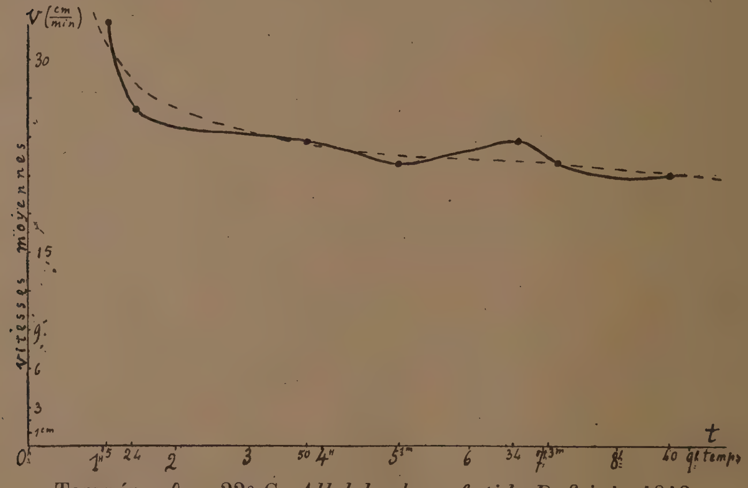
Mis, le 6 juin 1913, à 10 h. 06 m. du matin à 22° C.

Tempér. : θ = 22°. Allolobophora fœtida D. 6 juin 1913. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 49 m.	1,20	1,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	19,2	33,6	26
		Moyenne : 33	Moyenne : 26

Durée de séjour :	3 h. 47 m.	3,52	4,56	5,05	6,25	6,28
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	21,9	25,3	27,1	17,0	24,8	25,7
	Moyenne : 23,6		Moyenne : 22		Moyenne : 23,9	

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 22° C. *Allolobophora fœtida D.* 6 juin 1913.

Fig. 61.

θ = 22°. Allolob. fœtida D. 6 juin 1913. Lum. du jour puis électr.

Durée de séjour :	6 h. 56 m.	7,01	7,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	21,2	24,0	20,2
		Moyenne : 22,0	

Durée de séjour :	8 h. 33 m.	8,37	8,47	10,55
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	18,5	22,0	22,9	23,0
		Moyenne : 21,1		

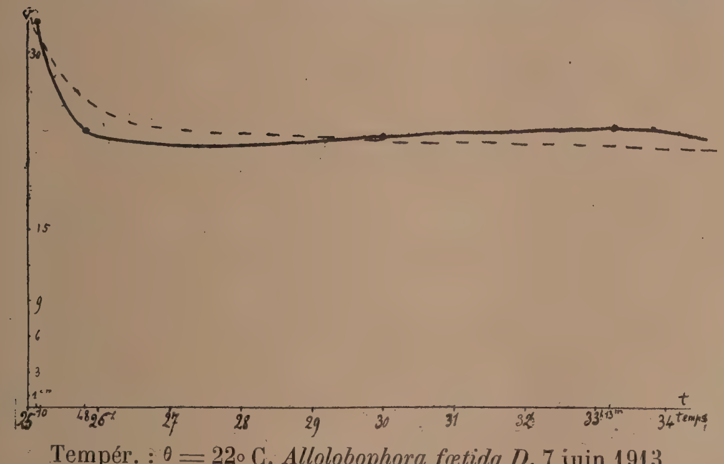
Le lendemain 7 juin à 10 h. 45 m. matin, je découvre le cristallisoir.

θ = 22°. Allolob. fœtida D. 7 juin 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	25 h. 08 m.	25,10	25,11	25,47	25,49
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	31,6	30,5	36,0 (1)	24,2	22,2
	Moyenne : 32,7			Moyenne : 23,2	
Durée de séjour :	30 h. 0 m.	33,9	33,13	33,15	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	22,7	30,2 (1)	17,8	23,2	
			Moyenne : 23,7		

(1) Par proportion sur une demi-minute.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



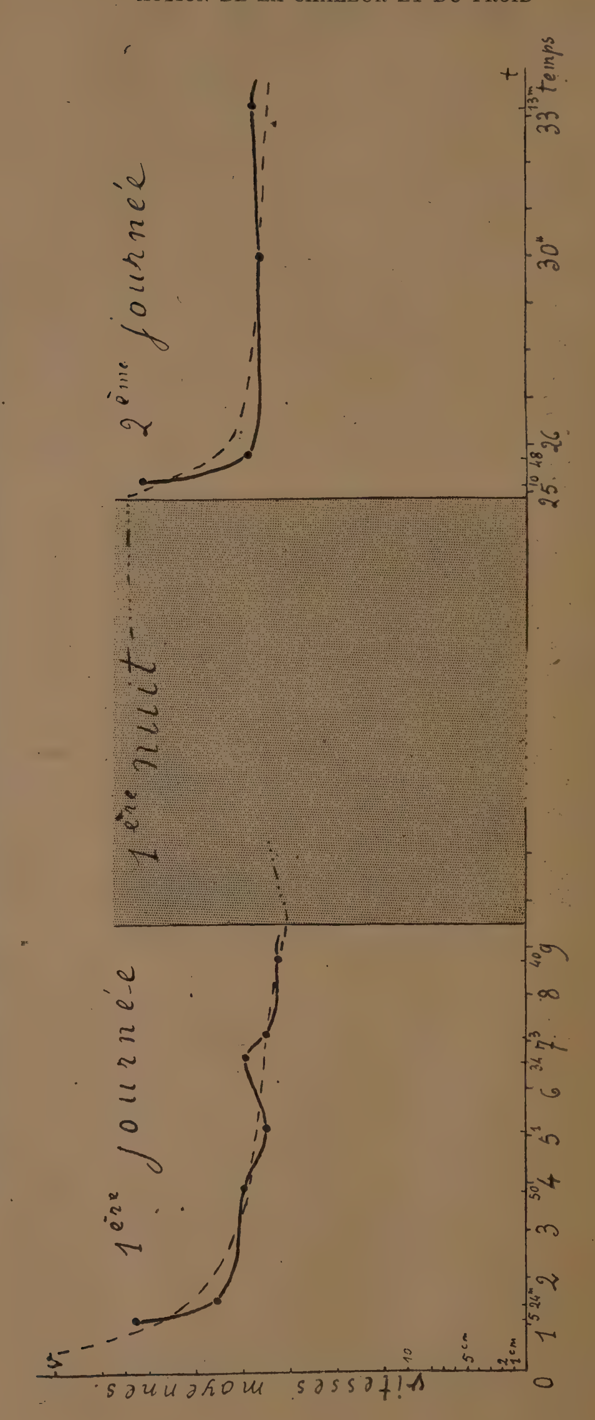
Tempér. : θ = 22° C. *Allolobophora fœtida D*, 7 juin 1913.
Fig. 62.

TEMPÉRATURE : 28°.

ALLOLOBOPHORA PUTRIS A

Mis, le lundi 9 juin 1913, à 10 h. 51 m. du matin, dans le calorimètre à 28°.

Courbe d'ensemble des variations de la vitesse moyenne au cours de plusieurs jours.



Tempér. : θ = 22°. *Allolobophora fœtida D.* 6 et 7 juin 1913.

Fig. 63.

θ = 28°. Allolob. putris A. 9 juin 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 h. 04 m.	0,05	0,06	0,08	0,09
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	9,2	* (1)	10,3	7,2	8,2
		Moyenne : 8,7			
Durée de séjour :	0 h. 58 m.	0,59	1.00		1,02
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,9	7,0	* (2)		9,2
Durée de séjour :	1 h. 04 m.	1,05	1,06		
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,6	8,0	4,4		
		Moyenne : 7.2			

(1) Puis plusieurs mouvements d'avance et de rétraction de l'avant du corps, sur place.

θ = 28°. Allolob. putris A. 9 juin 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	3 h. 44 m.		3,45		3,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	8,6		4,7		1,6 (1)
Durée de séjour :	3 h. 48 m.	3,49	3,50	3,51	3,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,8	6,2	2,4	*	1,8 (2)
Durée de séjour :	3 h. 54 m.		3,55		3,56
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,6 (3)		1,9		1,4
		Moyenne : 4,0			
Durée de séjour :	6 h. 26 m.	6,27	6,28	6,29	6,30
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,8	5,0	*	4,8	3,2 (4)
		Moyenne (voir la suite)			

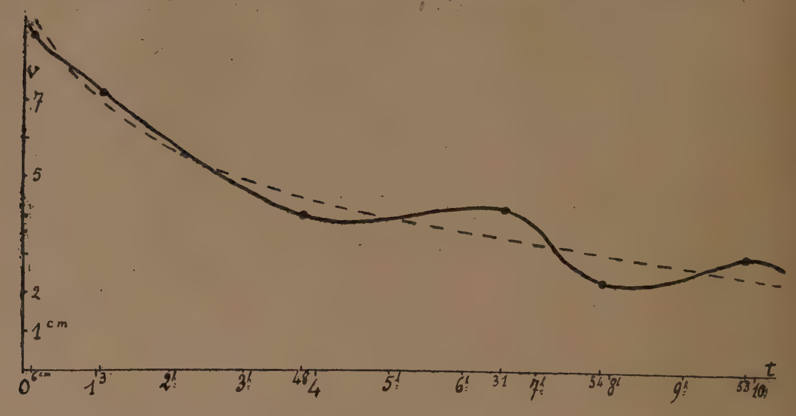
(1) Sur une demi-minute. Durant celle-ci, une rétraction a lieu ; puis, pendant la demi-minute suivante, deux extensions et rétractions sur place. Ensuite, le Ver se met à ramper en arrière.

(2) Pendant la première demi minute, jette la tête à droite et à gauche ; puis pendant la seconde demi-minute lève la tête, se rétracte et change de direction.

(3) Pendant la deuxième partie de la minute lève la tête et hésite un instant.

(4) Jette la tête à droite et à gauche, tout en avançant.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 28°. *Allolobophora putris A.* 9 juin 1913.

Fig. 64.

θ = 28°. Allolob. putris A. 9 juin 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	6 h. 32 m.	6,33	6,34	6,35	6,36
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,5	4,1	2,8	*	2,4
		Moyenne (suite) : 4,2			

Durée de séjour :	7 h. 43 m.	7,44	7,45	7,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,4	*	3,4	3,2
Durée de séjour :	7 h. 47 m.	7,48	7,49	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	*	2,8	1,3 (1)	
Durée de séjour :	7 h. 56 m.	7,57	7,58	7,59
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,0	2,1	1,8	1,6
Durée de séjour :	8 h. 00 m.	8,01	8,02	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	*	1,8	0 (2)	
		Moyenne : 2,3		

(1) Puis rétraction.
(2) Reste immobile.

θ = 28°. Allolob. putris A. 9 juin 1913. Lum. électrique.

Durée de séjour :	9 h. 41 m.	9,42	9,43	9,44	9,45
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,6	5,3	*	2,8	2,2

Durée de séjour :	9 h. 54 m.	9,55	9,56	9,57	9,58
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,2	*	3,3	2,7	*

Durée de séjour :	9 h. 59 m.	10,00	10,01	10,02
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,0	1,7	*	0* (1)

Moyenne : 3,0

(1) Rétraction et immobilité.

Le lendemain matin, 10 juin, à 9 heures, je découvre le cristallisoir. Toute la nuit la température est restée à 28°.

θ = 28°. Allolob. putris A. 10 juin 1913. Lum. du jour.

Durée de séjour :	22 h. 42 m.	22,43	22,44	22,45	22,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,4	5,8	*	5,2 (1)	8,8 (2)

Moyenne : 6,5

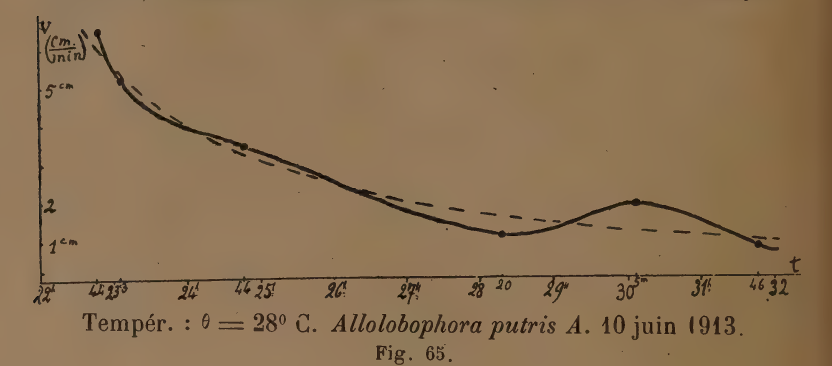
Durée de séjour :	22 h. 58 m.	22,55		23,01	23,02
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,5 (3)	* (4)		5,6	5,1

Durée de séjour :	23 h. 03 m.	23,04	23,05	23,06
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,7	*	3,2 (5)	* (6)

Moyenne : 5,2

(1) A la fin de cette minute, rétraction et changement de direction.
(2) Par proportion sur demi-minute.
(3) Rétraction momentanée pendant la deuxième demi-minute.
(4) Rétraction.
(5) Court arrêt momentané. Coude de la trajectoire.
(6) Rétraction, changement de direction et nouvelle rétraction.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 28° C. *Allolobophora putris A.* 10 juin 1913.
Fig. 65.

θ = 28°. *Allolob. putris A. 10 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	24 h. 34 m.	24,35	24,36	24,37	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,9 (1)	4,7	3,4	4,8	
Durée de séjour :	24 h. 40 m.	24,41	24,42	24,43	24,44
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,4	2,3	1,9	1,8 (2)	* (3)
Durée de séjour :	24 h. 47 m.		24,50	24,51	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,3		3,0	3,5	
Durée de séjour :	24 h. 52 m.	24,53	24,54	24,55	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,1	*	3,3	2,0 (4)	

Moyenne : 3,45

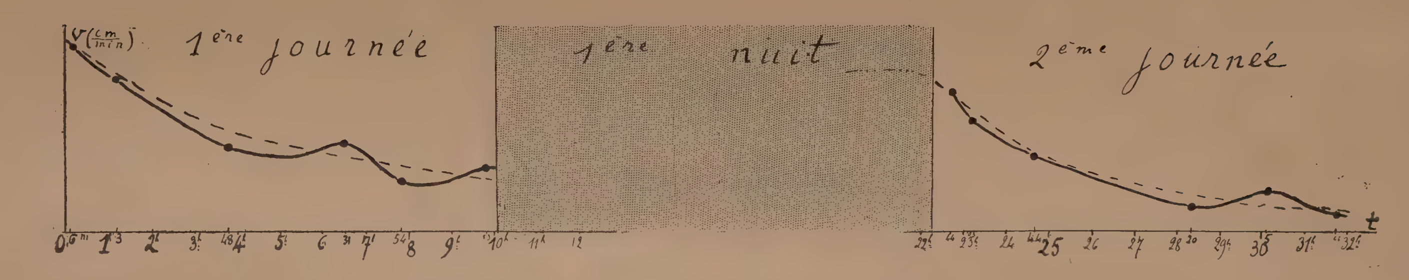
(1) Rétraction momentanée.
(2) Sur une demi-minute. Dans la demi-minute suivante : rétraction.
(3) Demeure immobile.
(4) Arrêt.

Vu la haute température, la terre où rampe le Ver est maintenue très humide.

θ = 28°. *Allolob. putris A. 10 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	28 h. 12 m.	28,20	28,21	28,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,1	3,2	0,9	0,0

Courbe générale des variations de l'activité moyenne au cours de plusieurs journées consécutives.



Tempér. : $\theta = 28^{0}$ C. *Allolobophora putris A.* 9 et 10 juin 1913.

Fig. 66.

Durée de séjour :	28 h. 24 m.	28,25	28,26
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,9	0,5 (1)	0,0

Moyenne : 1,1

Durée de séjour :	29 h. 58 m.	29,59	30,00
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,8 (2)	1,9	0,6 (3)

Durée de séjour :	30 h. 04 m.	30,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,2	0* (4)

Moyenne (voir la suite)

(1) Arrêt à partir de la seconde demi-minute.
(2) Le Ver vient d'être mouillé et la terre aussi.
(3) En une demi-minute ; puis se rétracte et reste immobile.
(4) Puis se rétracte et reste immobile.

$\theta = 28°$. *Allolob. putris A. 10 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	30 h. 07 m.	30,08	30,09
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,0	1,6	0,0

Durée de séjour :	30 h. 11 m.	30,12	30,44
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,8 (1)	0,0	* (2)

Moyenne (suite) : 1,9

Durée de séjour :	31 h. 45 m.	31,46	31,47
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,7	0,7 (3)	0,0 (4)

Moyenne : 0,8

(1) Fait un coude pendant la seconde demi-minute.
(2) Le Ver est agité de spasmes : soubresauts légers, contractions et extensions du corps. Animal agité, mouvements maladroits.
(3) Coude de 90° de la trajectoire entre la première et la seconde demi-minute.
(4) Arrêt.

TEMPÉRATURE 28°

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA *D*

(Même individu qu'aux températures de 10°, 18° et 22°).

Mis le lundi 9 juin 1913, à 10 h. 50 du matin, dans le calorimètre à 28°.

$\theta = 28°$, *Allolob. fœtida D. 9 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 27 m.	0,29	0,31	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	31,4 (1)	25,5 (2)	23,2 (2)	
	Moyenne : 26,7			
Durée de séjour :	1 h. 23 m.	1,25	1,27	1,29
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	29,0 (3)	19,1 (2)	18,5 (2)	20,2 (2)
	Moyenne : 21,7			
Durée de séjour :	4 h. 26 m.	4,28		
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	16,4	18,7		
	Moyenne : 17,6			

(1) Sur une demi-minute.
(2) Sur trois quarts de minute.
(3) *Id.* Terre très humide ; le Ver vient d'être mouillé.

$\theta = 28°$. *Allolob. fœtida D. 9 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	7 h. 02 m.	7,12	7,15	7,18
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	28,6 (1)	30,2 (1)	21,5 (2)	19,6 (2)
	Moyenne : 24,95			
Durée de séjour :	8 h. 12 m.	8,14	8,15	8,17
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	26,0 (2)	24,0 (2)	24,3 (1)	21,5 (2)
	Moyenne : 23,9			

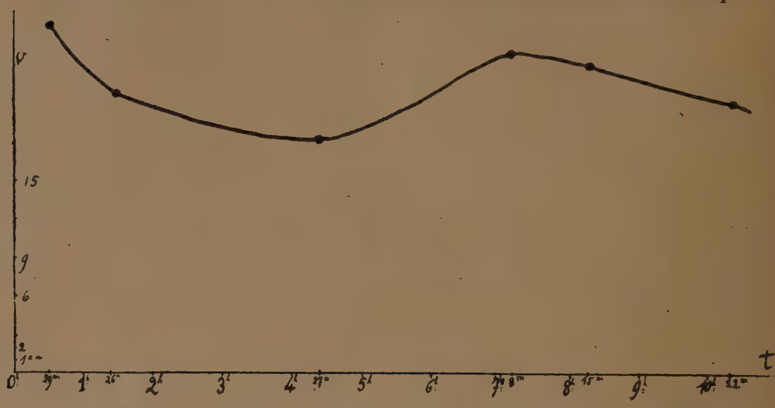
(1) Sur une demi-minute.
(2) Sur trois quarts de minute.

$\theta = 28°$. *Allolob. fœtida D. 9 juin 1913. Lum. électrique.*

Durée de séjour :	10 h. 10 m.	10,12	10,15	10,26
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	25,5 (1)	24,2 (2)	18,3 (3)	15,7
	Moyenne : 21,0			

(1) Sur une demi-minute.
(2) Sur trois quarts de minute.
(3) La terre vient d'être mouillée, ainsi que le Ver. Sur une demi-minute.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 28^{\circ}$ C. *Allolobophora fœtida D.* 9 juin 1913.
Fig. 67.

Le lendemain matin, 10 juin, à 9 heures, je découvre le cristallisoir. Le Ver est resté toute la nuit à 28°. A 10 h. 26 je commence les mesures.

Tempér. : $\theta = 28^{\circ}$. Allolobophora fœtida D (suite). 10 juin 1913. Lumière du jour.

Durée de séjour :	23 h. 36 m.	23,39	23,41
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$	28,4 [1]	25,2 [1]	28 8
		Moyenne : 27,5	

Durée de séjour :	25 h. 23 m.	25,33
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	24,8 [2]	24,4 [2]
	Moyenne : 24,6	

Durée de séjour :	28 h. 32 m.	28,34	28,35	28,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$	27,6 [3]	26,6 [3]	27,4 [3]	20,7 [4]
		Moyenne : 25,5		

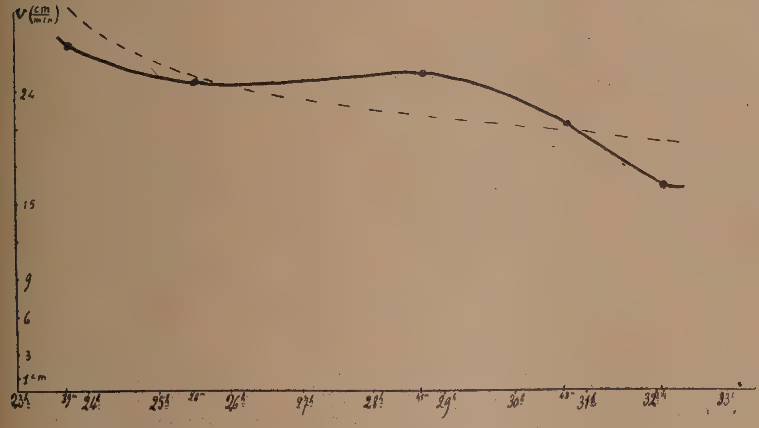
(1) Calculé sur trois quarts de minute.
(2) La température a un peu baissé (8/10° de degré) pendant qu'on cherchait le Ver caché.
(3) Calculé sur une demi-minute.
(4) Température 27°1. Calculé sur trois quarts de minutes.

$\theta = 28°$. *Allolob. fœtida D. 10 juin 1913. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	30 h. 40 m.	30,43	30,45
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	24,5 (1)	20,3 (1)	18,9 (2)
		Moyenne : 21,2	
Durée de séjour :	32 h. 03 m.	32,04	32,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	15,7 (2)	14,4 (1)	18,8 (2)
		Moyenne : 16,3	

(1) Calculé sur trois quarts de minute.
(2) Une minute.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 28°$. *Allolobophora fœtida D.* 10 juin 1913.
Fig. 68.

REMARQUES SUR LES EFFETS PERTURBATEURS
DES HAUTES TEMPÉRATURES

1° Les courbes des vitesses momentanées vont toujours en décroissant. Chacune d'elles ne représente donc que la seconde moitié de la courbe théorique totale à forme de bicorne.

2° La courbe des vitessses moyennes réelle présente des oscillations fortes autour de la courbe moyenne fictive.

TEMPÉRATURE 30°

ALLOLOBOPHORA PUTRIS

Caractères du comportement

A. Au point de vue qualitatif.

On constate des phases alternantes d'activité et d'inertie. Il arrive parfois que le Ver rampe en arrière, ou ondule sur place.

B. Au point de vue quantitatif.

a) A 30° l'activité motrice décroît nettement à mesure que les heures s'écoulent. Chez A, par exemple, elle tombe de 8,6 ; 9,8 et 10 à 1,7 ; 1,1 et 1.

b) Cette décroissance n'est pas régulière ; il y a des fluctuations d'activité : des réveils et des périodes de torpeur.

c) Après une longue période d'inertie, l'activité redevient particulièrement bonne : après 156 minutes de séjour à 30°, *B*, qui était resté inerte pendant une heure et demie, présente une agilité anormale : sa vitesse est de 6 cm. 8. Elle redescend d'ailleurs, presque aussitôt, aux valeurs 3,7 et 3.

d) L'excitation de transport produit chaque fois, dans la première demi-minute, une certaine suractivité.

e) La reptation dure peu ; la vitesse est inégale durant les minutes successives, et même au cours d'une seule minute. Sa valeur diminue rapidement en présentant d'ailleurs des oscillations.

f) Des perturbations soit qualitatives (changements de direction, balancement de la « tête »), soit quantitatives (arrêt, rétraction sur place) existent toujours.

Tempér. : θ = 30°. Allolob. putris. Individu A. 26 février 1910. Lumière du jour.

Durée du séjour :	0 h. 15 m.	0,36	0,37	0,38	0,39	0,40
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	8,6	8,1	6,4	7,4	10,0	9,8

Durée de séjour :		2 h. 31 m.	2,32	2,33	2,34
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	(1)	5,8	2,6	2,2	(2)

(1) Longue phase d'inertie prolongée pendant une heure et demie.
(2) Arrêt brusque.

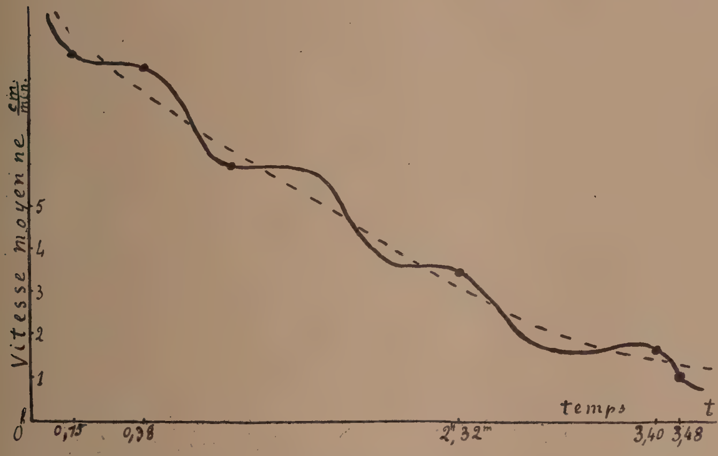
Remarque. — La reptation n'est plus régulière. Le Ver fréquemment lève la tête au-dessus du sol, jette l'avant du corps à droite ou à gauche, change de direction, s'arrête brusquement, se rétracte sur place.

θ = 30°. Allolob. fœtida A 26 févr. 1910. Lum. électrique.

Durée de séjour :	3 h. 40 m.	3,41	3,47	3,48	3,49
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,7	1,7	1,1	1,85	1,1
		Moyenne : 1,5			

Observation. — Plusieurs changements de direction et rétractions du corps au cours de la marche.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 30°. *Allolobophora putris A.* 26 février 1910.
Fig. 69.

θ = 30° Allolob. putris B. 26 févr. 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 h. 0 m.	0,11	0,12	0,13
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	(1)	7,3	4,75	3,7

(1) 1 cm. 6 en 5 secondes, puis arrivé *près* de la paroi se met à ramper à reculons.

Durée de séjour :	1 h. 02 m.	1,03	1,04	1,05	1,06	1,07
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:		3,75	3,8	3,4	2,85	3,2	4,5

Plusieurs rétractions et changements de direction en rampant.

θ = 30°. Allolob. putris B. 26 février 1910. Lum. électr.

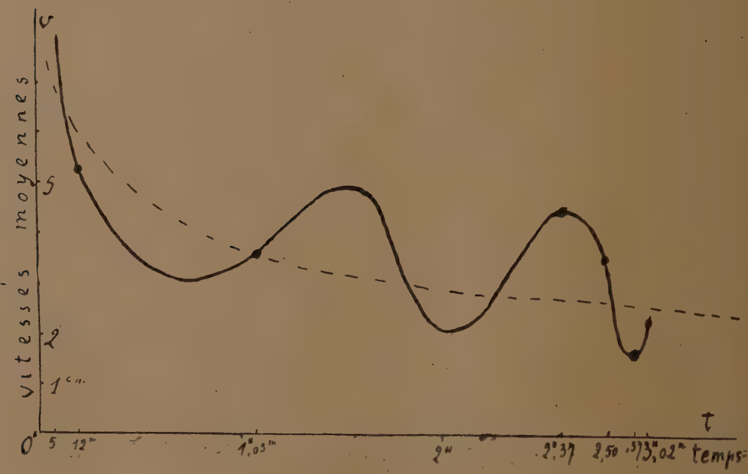
Durée de séjour :		2 h. 36 m.	2,37	2,38	2,50	2,51
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	(1)	6,8	3,7	3 (2)	2,9	4,2

Durée de séjour :	2 h. 57 m.	2,58	3,01	3,02	3,03
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,4	0,9	3,2	1,5	0,2

(1) Longue période d'inertie.
(2) Puis s'arrête en jetant la tête tantôt à gauche tantôt à droite.

Observations. — Pendant la reptation, l'animal jette fréquemment la tête à droite et à gauche, parfois la lève un instant, se rétracte.

Courbe des vitesses moyennes en fonction du temps.



Tempér. : θ = 20°. *Allolobophora putris B.*

Fig. 70.

TEMPÉRATURE 30°

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA

Caractères du comportement

A 30°, la perturbation des fonctions locomotrices est déjà bien accusée.

Pendant le premier quart d'heure, le Ver demeure sur place, modifiant constamment la forme de son corps. Celui-ci présente l'aspect de courbes des plus variées.

Ensuite, sous l'action d'une excitation, le Ver se met à ramper si rapidement qu'il lui arrive plusieurs fois de traverser la chambre calorimétrique avant qu'on ait eu le temps de prendre une mesure. La locomotion est à la fois rapide et de courte durée ; la trajectoire rectiligne au commencement.

Puis l'activité se ralentit progressivement. Il y a de longues phases d'immobilité. Quand le Ver rampe, spontanément ou après excitation, il décrit une trajectoire assez embrouillée, se recoupant plusieurs fois.

Tempér. : θ = 30°. Allolob. fœtida A. 23 février 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 17 m.		0,42		2,09	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:						
1er quart de minute :	12,9 (1)	51,6	10,6	42,4	12,28 (2)	49,1
2e — :						
3e — :						
4e — :						
			Après transport		Id.	

(1) Marche excessivement rapide. La sensibilité est aussi très vive. Il y a une sorte d'excitation due au choc thermique.

(2) 6 cm. 55 en 8 secondes : après une longue période de repos (plus d'une demi-heure) et un abaissement de température de 1°.

Durée de séjour :	2 h. 12 m.		2,13	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:				
1er quart de minute :	2,5	10,0 (3)	(4)	6,50
2e — :	2,5		(4)	
3e — :			3,25	
4e — :				
			Marche spontanée	

Durée de séjour :	2 h. 14		2,15	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:				
1er quart de minute :	2,35	8,65	3,85	10,4
2e — :	2,9		(6)	
3e — :	1,7		2,0	
4e — :	1,7 (5)		2,0	
			Marche spontanée	

(3) Lumière électrique. Marche spontanée, très irrégulière, hésitante. Rétractions ; changements de direction.
(4) Rétraction.
(5) Changement de direction.
(6) Rétraction du Ver sur lui-même.

θ = 30°. Allolob. fœtida A 23 févr. 1910 Lum. élecr.

Durée de séjour :	2 h. 57 m.		2,58		2,59	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:						
1er quart de minute :	4,15	11,5	4,5	20,4	4,2	11,65
2e — :	2,70		4,3		3,2	
3e — :	2,10		3,1		4,25	
4e — :	2,55		8,5			
			Marche spontanée			

Durée de séjour :	3 h. 0 m.		3,01		3,22	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:						
1er quart de minute :	2,2	3,9	3,9	15,0	3,9	15,0
2e — :	1,7		3,6		3,6	
3e — :	2,2					
4e — :	1,9					
					Marche spontanée	

TRÈS HAUTES TEMPÉRATURES : DE 32° à 34°

OBSERVATIONS QUALITATIVES ET CARACTÈRES GÉNÉRAUX DU COMPORTEMENT

Allolobophora putris. Allolob. fœtida. Lumb. herculeus.

Allolobophora putris meurt à *32°* en trois quarts d'heure environ.

Plus résistants, *Allolob. fœtida* et *Lumbricus herculeus* supportent deux heures cette température et reprennent très rapidement ensuite leur activité normale. Ils meurent à 34° en une heure et quart environ.

La mort a lieu par coagulation du sang et arrêt de la circulation. Le clitellum apparaît alors rouge et gonflé ; la longueur de l'animal est diminuée de moitié (6 cm. pour *A. fœtida* au lieu de 11,4).

Entre l'instant où l'on introduit le Ver dans le calorimètre et celui de sa mort, on observe les phénomènes suivants : d'abord une violente agitation (causée par l'altération des téguments superficiels) ; l'animal se tord sur place, forme des boucles avec son corps, se renverse.

Il se met souvent, ensuite, à ramper hâtivement pendant un temps très court ; puis il s'arrête brusquement, reste immobile plus ou moins longtemps, puis repart, change de direction, se retourne soudain tête contre queue, recommence ses contorsions.

La reptation en arrière n'est pas rare.

Puis, l'altération des albuminoïdes des tissus et des liquides organiques s'accentue : l'inertie est plus profonde et plus prolongée. A cette température, le corps subit une torsion autour de son axe longitudinal : l'avant du corps repose sur le ventre, tandis que toute la région postérieure est tournée ventre en haut.

La sensibilité est devenue presque nulle : l'animal ne réagit plus à des contacts répétés.

Enfin, apparaissent quelques mouvements rythmiques d'extension et de distension, surtout à la région postérieure de la queue.

Ces phénomènes sont dus : au début, à une excitation des terminaisons nerveuses provenant de l'altération des téguments ; plus tard, aux modifications protoplasmiques, produites par la coagulation.

Si l'on retire le Ver au bout de 20 minutes, il reprend ses fonctions et vit indéfiniment.

Pour fournir une idée précise du comportement des Vers aux très hautes températures et de l'aspect de leurs réactions, je vais donner d'abord le compte rendu complet d'une observation.

L'animal en expérience est un *Allolobophora fœtida* placé à 34°.

Allolobophora fœtida. Tempér. : 34°.

Terre humide. Lumière moyenne.

Mis, à 3 h. 20 m. à 34°, trois individus : *A*, *B*, *C*.

3 h. 20 m. 30 s. : *A* lève la tête et se met à ramper ;

B se retourne de 90°, s'agite sur place, contourne son corps ;

C s'agite violemment sur place. Contorsions.

3 h. 22 m. : *A* a cessé de ramper. Il fait des contorsions nombreuses sur place (fig. 71).

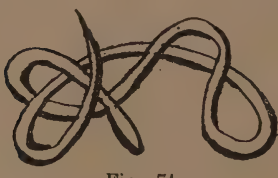


Fig. 71.

3 h. 23 m. : $\theta = 34°2$. *A* se met à ramper un peu ; *B* aussi.

3 h. 25 m. : *A*, *B*, *C* rampent.

3 h. 27 m. 30 s. : $\theta = 34°1$. Mesure prise sur l'un des Vers (*A*). Reptation très hâtive : 12 cm. 25 parcourus en un quart de minute.

3 h. 31 m. 30 s. : J'enlève *C*.

A lève vivement la tête et la rejette en arrière jusque sur le corps (attitude extrêmement rare).

3 h. 38 m. : $\theta = 34°3$. *A* est presque immobile ;

B vient de s'agiter violemment sur place, son corps tout entier faisant de nombreux anneaux (fig. 72). Puis il s'est remis en route.

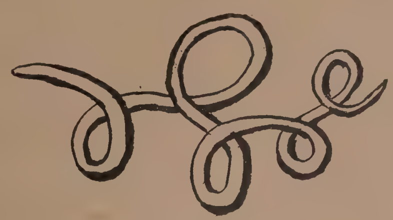


Fig. 72.

3 h. 40 m. : A présent *B* est près de *A*. Je viens de réhumecter la terre fortement.

3 h. 45 m. : *A* et *B* sont presque immobiles près du thermomètre. Le corps, contourné, fait de lents mouvements de contraction et de distension, sans ramper véritablement. Etat de malaise.

3 h. 49 : $\theta = 34°\ 2$. Je viens de déplacer *A* et *B*. *B* fait des boucles sur place. En ce moment il a le ventre en l'air et fait de vives contorsions ;

A s'est mis d'abord à ramper ; puis il a changé de direction ; enfin il a effectué des contorsions sur place, puis est reparti.

3 h. 52 m. : Les deux Vers sont absolument inertes ;

A a le ventre en l'air depuis le milieu du corps jusqu'à la queue (torsion).

3 h. 56 m. : *A* a le ventre tourné en l'air sur toute la longueur du corps ;

B, déplacé, demeure immobile, effectuant seulement quelques mouvements de la tête.

3 h. 57 m. 30 s. : *A* fait de lentes contorsions sur place.

3 h. 59 m. *B*, après une période de 3 minutes d'inhibition, se met à ramper (mesures).

4 h. 15 m. : A est toujours immobile, inerte ;

B fait de temps en temps, sur place, de légers mouvements, surtout des mouvements de rétraction de la queue.

4 h. 19 m. : La sensibilité de *A* est à peu près nulle. En piquant plusieurs fois le corps avec une pointe, on finit par obtenir, *avec retard*, un faible et très lent mouvement de la queue ;

La sensibilité de *B* est absolument nulle.

4 h. 20 m. : Les deux animaux paraissent morts ; ils ne le sont pas encore cependant.

4 h. 25 m. : *B* vient d'effectuer encore deux lentes contractions spontanées du tiers postérieur du corps.

4 h. 30 m. : Encore de légers mouvements de la tête, du corps et de la queue de *B* : contractions.

4 h. 31 m. 30 s. : *A*, qui paraissait mort, vient de faire lui aussi un léger mouvement de la queue.

4 h. 32 m. : *B*, replié en forme de C (fig. 73), fait un effort de distension qui le renverse le ventre en l'air.

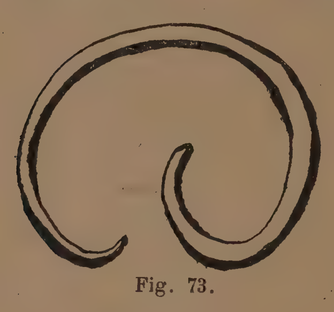


Fig. 73.

4 h. 33 m. : Nouvelles contractions et distensions de tout le corps de *B*, très lentes. Le Ver lève même un instant la tête. La queue laisse épancher une sérosité blanchâtre.

4 h. 35 m. : *A* et *B* reposent tous les deux sur le flanc. On voit bien le ventre de *B* sauf près de la tête, sur le quart antérieur du corps.

4 h. 37 m. : *A* est mort. Je l'enlève ;

B achève de mourir. Le *clitellum*, de blanc, est devenu rouge. Il en est de même de celui de *A*.

A et *B* ont beaucoup diminué de longueur. Ils ne mesurent plus que 6 cm. (*A*) et 6 cm. 5 (*B*).

TEMPÉRATURE : 32° C.

ALLOLOBOPHORA PUTRIS

Caractères du comportement

Allolobophora putris meurt à 32° en trois quarts d'heure.

Voici une observation :

Deux individus, *A* et *B*, mis à 3 h. 16 à 32°2. Terre humide. Lumière moyenne.

Immédiatement, violentes contorsions. Le corps forme des anneaux, des boucles. Les Vers se renversent sur le dos ; ils s'agitent sur place.

3 h. 18 : *B* est inerte. *A* fait encore des contorsions, mais moins violentes. Des ondulations sinusoïdales d'amplitude assez grande se propagent tout le long du corps sans que celui-ci se déplace.

3 h. 21 : L'agitation sinusoïdale continue chez *A*. Même inertie chez *B*.

A partir de 3 h. 24 état général d'inertie chez *A* et chez *B*, rompu de temps en temps par des périodes courtes d'agitation sur place (bien moins violentes qu'au début).

L'attitude du corps des deux Vers change lentement : le corps se déforme sans qu'on le remarque. Il présente, d'autre part, une torsion autour de son axe longitudinal.

A partir de 3 h. 40 on observe de légers mouvements rythmiques et spasmodiques du tiers postérieur du corps. *B* est couché sur le flanc, la queue est retournée la face ventrale en l'air.

A 4 heures, *A* est complètement renversé sur le dos ; *B*, courbé en boucle ouverte, semble s'être raccourci, ratatiné.

L'inertie et l'insensibilité sont totales à 4 h. 05. En touchant les animaux six fois avec une pointe, et assez fortement, on n'obtient aucune réaction. Les deux animaux sont morts. Le clitellum est devenu rouge.

Depuis le début, pas un instant A *et* B *n'ont rampé.*

TEMPÉRATURE : 32° C.

ALLOLOBOPHORA (NOTOGAMA) FŒTIDA

Caractères du comportement

Terre humide. Lumière moyenne. Début de l'expérience : 3 h. 15.

Le Ver (1 individu : *A*), pendant la première minute rampe rapidement, s'arrête, tâtonne, se rétracte, change de direction, se remet à ramper. A ce moment sa vitesse de reptation est de 6 cm. 5 à 9 cm. 3 par *quart* de minute

Ensuite on constate une diminution progressive de la vitesse de marche avec le temps. Cette diminution n'est d'ailleurs pas régulière : elle offre des oscillations, sa valeur remonte par instants. Les phases d'activité sont entrecoupées de périodes d'immobilité qui deviennent de plus en plus longues. Le Ver, à certains moments, ne progresse ni ne demeure immobile : sur place, il jette la tête dans les directions les plus diverses. Il fait aussi parfois de violentes contorsions.

Quand, après une période d'inertie, on excite le Ver, il se met en mouvement : mais on constate une très rapide décroissance de la vitesse de marche et une précoce extinction du mouvement.

Le Ver est par moments dans un état de torpeur profonde : des excitations répétées n'amènent que de faibles réactions locales. Puis, une minute et demie à deux minutes plus tard, il se met à ramper spontanément. Il y a lieu, à ce propos, de remarquer la durée de l'inhibition consécutive à une excitation : elle est plus considérable encore au chaud qu'au froid.

Pour *Allolobophora fœtida*, à 32°, je trouve :

Au bout de	40 minutes	de séjour au chaud :	1 m. 30 s.	durée d'inhibition
—	1 h. 10 m.	—	1 m. 35 s.	—
—	1 h. 20 m.	—	2 m. 00 s.	—
—	1 h. 35 m.	—	2 m. 00 s.	—

Placé sur le dos, le Ver reste un quart de minute inerte une fois (1 h. 30 après le début de l'expérience) ; une demi-minute une autre fois (1 h. 40 après le début). Puis, il soulève la tête, la tourne à droite et à gauche, s'agite et finalement se remet sur le ventre au bout d'une minute.

Mesures de l'activité motrice d'Allolobophora fœtida à 32°

Tempér. : θ = 32°. Allolobophora fœtida. Individu A.
15 mars 1910. Lumière du jour.

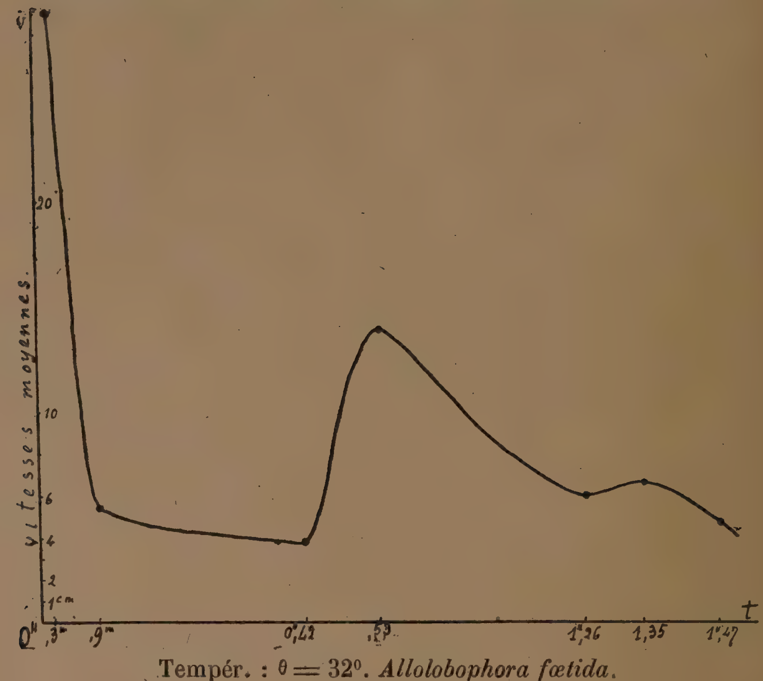
Durée de séjour :	0 h. 02 m.	Total	0.03	Total
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$: 1er quart de min.	9,3	29,2	7,9	31,6
2e quart, 3e quart	13,45		.	
			.	
4e quart :	6,45		.	

Durée de séjour :	0 h. 09 m.	Total	0 h. 20 à 29 m.	0 h. 29	Total	0 h. 30
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:						
1er quart de minute :	1,72	5,42	*	3,5	14,0	* (4)
2e — :	1,0			. (3)		
3e — :	1,7			.		
4e — :	1,0 (1)			.		

Durée de séjour :	0 h. 42 m.	Total	0 h. 53	Total	0 h. 54
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:					
1er quart de minute :	1,95	3,75	3,3 (5)	11,6	5,8 (7)
2e — :	1,4		2,7 (6)		
3e — :	0,4		1,6		
4e — :	0,0		4,0		

(1) Puis tourne la tête et reste immobile.
(2) Alternances de reptation et d'immobilité.
(3) Puis rétraction et changement de direction.
(4) En un quart de minute jette la tête dans trois directions différentes.
(5) Puis tâtonne.
(6) Jette la tête de côté et d'autre.
(7) Puis rétraction, contractions violentes, changements de direction, reptation en arrière.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 32^o$. *Allolobophora fœtida.*
Fig. 74.

Tempér. : $\theta = 32^o$. Allolob. fœtida A (suite du précédent).
15 mars 1910. Lumière du jour.

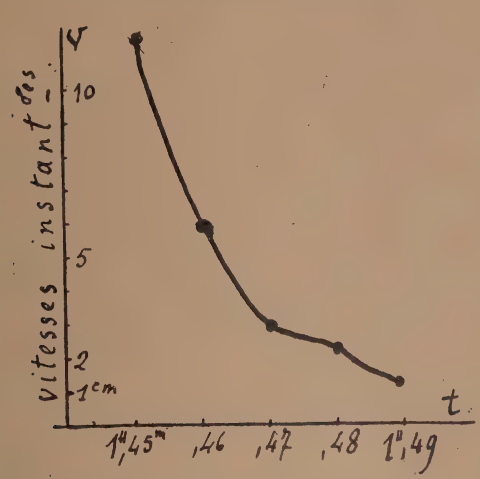
Durée de séjour :	1 h. 11 m.		1 h. 26		1 h. 35	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:						
1er quart de minute	1,8 (1er et 2e)	3,6	2,6	5,9		10,75
2e —			2,1		3,1	
3e — :	.		0,7		2,7	
4e — :	.		0,5 (1)		2,25	

Durée de séjour :	1 h. 36 m.	1 h. 45		1 h. 46	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:					
1er quart de minute :	2,53 (2)	3,2 (3)	11,45	4,2	5,9
2e — :		3,85			
3e — :		2,3		1,2	
4e — :		2,1		0,5	

(1) Puis immobile.
(2) Tourne à droite.
(3) Allongement, puis mouvement de retour, puis progression de nouveau.

Durée de séjour :	1 h. 47	1 h. 48	1 h. 49
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:			
1er quart de minute :	1,8 } 2,9	} 2,3	} 1,25
2e — :	0,6		
3e — :	} 0,5		
4e — :			

Courbe d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 32^{\circ}$. *Allolobophora fœtida.*

Fig. 75.

TEMPÉRATURE : 34° C.

ALLOLOBOPHORA FŒTIDA

Caractères du comportement. Mesures

Les caractères du comportement ayant été indiqués d'une façon détaillée au début de ce chapitre, on mentionnera seulement ici les résultats des mesures de la vitesse de marche.

Il n'y a eu qu'une seule et courte période de reptation mesurable (4 minutes entre 39 minutes et 42 minutes de séjour).

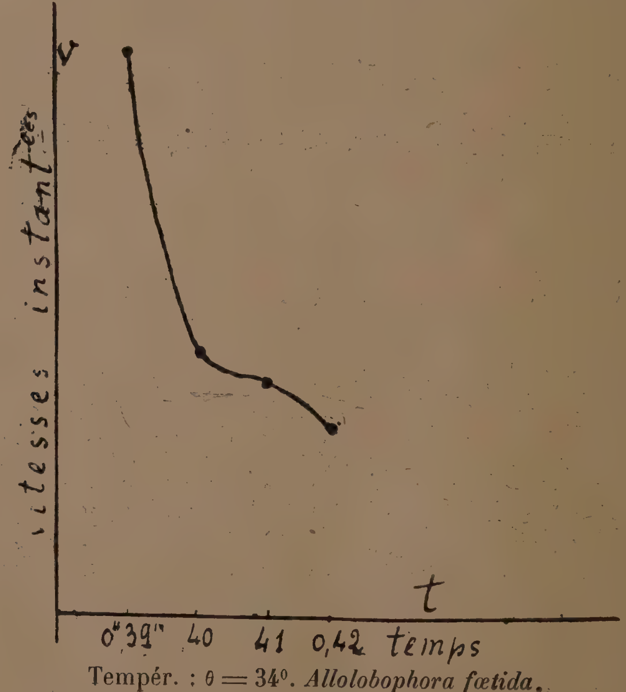
θ = 34°. Allolob. fœtida. B. 19 mars 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 à 3 m.	0 h. 07 m.		0,39		
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:						
1er quart de minute :		12,3 (2)	49,2			8,1
2e — :	(1)	.		2,3		
3e — :		.		3,5		
4e — :		.		2,3 (3)		

Durée de séjour :	0 h. 40 m.			0,41			0,42	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:								
1er quart de minute	2,0	3,8	0,95 (4)		3,4	1,6 (5)		2,75
2e —								
3e —	1,8		2,45			1,15		
4e —								

(1) Contorsions sur place.
(2) Marche très hâtive et soudaine.
(3) Puis lève la tête et la jette en tous sens.
(4) Puis rétraction.
(5) Jette la tête à droite et à gauche.

Courbe d'activité momentanée.



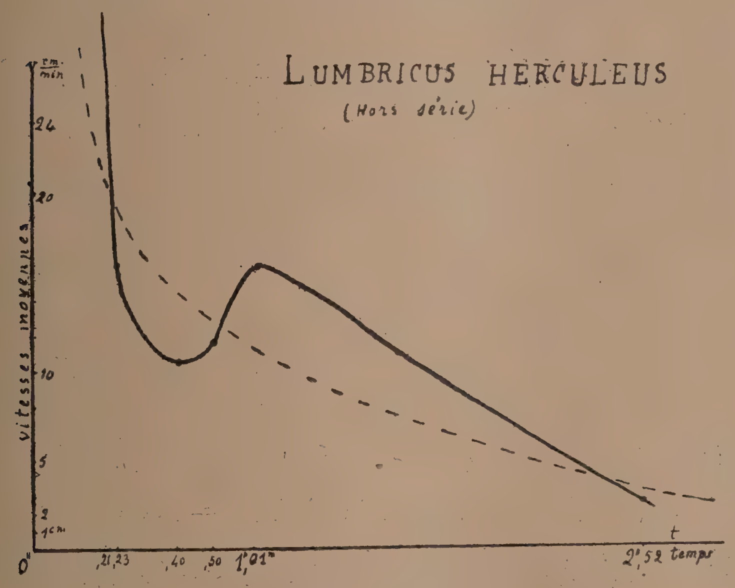
Tempér. : θ = 34°. *Allolobophora fœtida.*
Fig. 76.

Tout le temps les autres Vers (*A* et *C*) et *B* lui-même, à part cette courte période de 4 minutes, n'ont fait que se tordre et former des boucles sur place.

REMARQUE GÉNÉRALE SUR LA VITESSE DE REPTATION AUX TRÈS HAUTES TEMPÉRATURES

Si l'on construit la courbe représentant les vitesses moyennes de reptation en fonction du temps, pour toute la durée de l'expérience (fig. 74 et 77), on voit la courbe présenter d'abord, au début, une chute extrêmement brusque. Plus tard, au bout de 50 à 60 minutes environ, elle se relève, passe par un maximum, puis tombe de nouveau à une valeur très faible.

Courbe de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 32^{\circ}$.

Fig. 77.

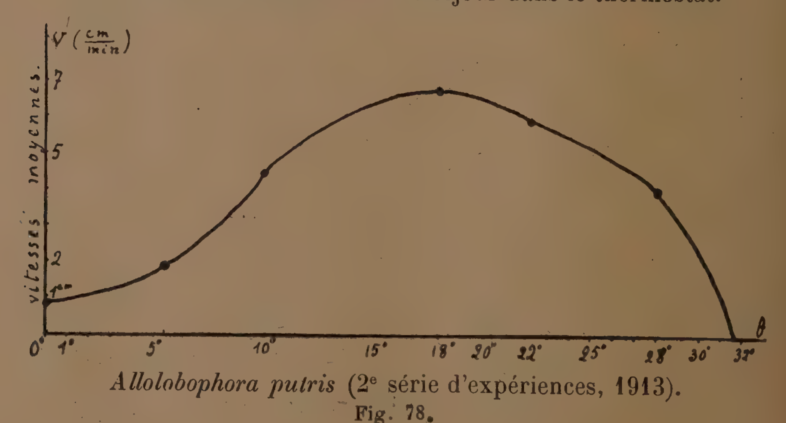
TABLEAU DES VITESSES MOYENNES DE REPTATION D'« ALLOLOBOPHORA PUTRIS » ET D'« ALLOLOBOPHORA FŒTIDA », A DIVERSES TEMPÉRATURES, AU BOUT DE 4 HEURES ENVIRON DE SÉJOUR DANS LE CALORIMÈTRE.

Allolobophora putris — Tempér. C.	*Allolobophora putris* — Vitesse moyenne	*Allolobophora fœtida* — Tempér. C.	*Allolobophora fœtida* — Vitesse moyenne
0°	0,8		
5°5	1,91	5°5	2,2
10°	$\frac{1}{2}(5{,}2 + 3{,}71) = 4{,}45$	10°	8,3
18°	$\frac{1}{2}(6{,}1 + 7{,}3) = 6{,}7$	18°	$\frac{1}{2}(19 + 15{,}2) = 17{,}1$
22°	$\frac{1}{2}(6{,}37 + 5{,}4) = 5{,}88$	22°	$\frac{1}{2}(23{,}6 + 22) = 22{,}8$
28°	4,0	28°	$\frac{1}{2}(21{,}7 + 24{,}9) = 23{,}3$
30°	1,5	30°	10,1 (1)
31°5	0,0	32°	5,4
		33°	0,0

(1) Entre 2 h. 12 m. et 3 h. 02 m. après introduction dans le thermostat.

Allolobophora putris.

Courbe des vitesses moyennes de reptation, en fonction de la TEMPÉRATURE, au bout de 4 heures environ de séjour dans le thermostat.



Allolobophora putris (2e série d'expériences, 1913).

Fig. 78.

CHAPITRE X

EXPÉRIENCES SUR HELIX ASPERSA (Mull)

TEMPÉRATURE : 0°5 à 0°8

20 avril 1910. Deux *Helix aspersa A* et *B* qu'on vient de faire baigner quelques minutes dans l'eau à 13° pour réveiller leur activité avant l'expérience, sont mis à 11 h. 50 m. du matin dans un cristallisoir-calorimètre à 2°. Lumière moyenne. Des flaques d'eau très minces sont étalées sur le disque inférieur de verre qui sert d'arène aux Escargots.

A 3 h. 32 m. la température est tombée à 0°5.

Les animaux sont presque complètement immobiles. Après déplacement, ils se mettent à ramper. Leur trajectoire est sensiblement rectiligne. Je prends des mesures de leur vitesse de marche.

1° HELIX ASPERSA *A*.

Tempér. : θ = 0°5. Helix A. Marche horizontale normale. 20 avril 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	3h.42	3,43	3,44	3,45	3,46	3,47	3,48
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,7	1,4	1,7	1,6	2,15	2,55	2,15

Durée de séjour :	3h.49	3,50	3,51	3,52	3,53	3,54
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,9	2,1	1,0	*(1)	0,9(2)	0,5(3)

Moyenne : 1,51

(1) Tourne la tête à droite sans avancer.
(2) Retourne la tête à gauche et progresse en même temps.
(3) Continue à ramener la tête dans la direction de marche initiale, tout en avançant.

θ = 0°8. Helix A 20 avril 1910. Marche horiz. norm.

Durée de séjour :	4 h. 19 m.	4,20	4,21	4,22	4,23	4,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min}}$:	2,3	0,68	*(1)	moyen. p. m. 1,4 (2)		

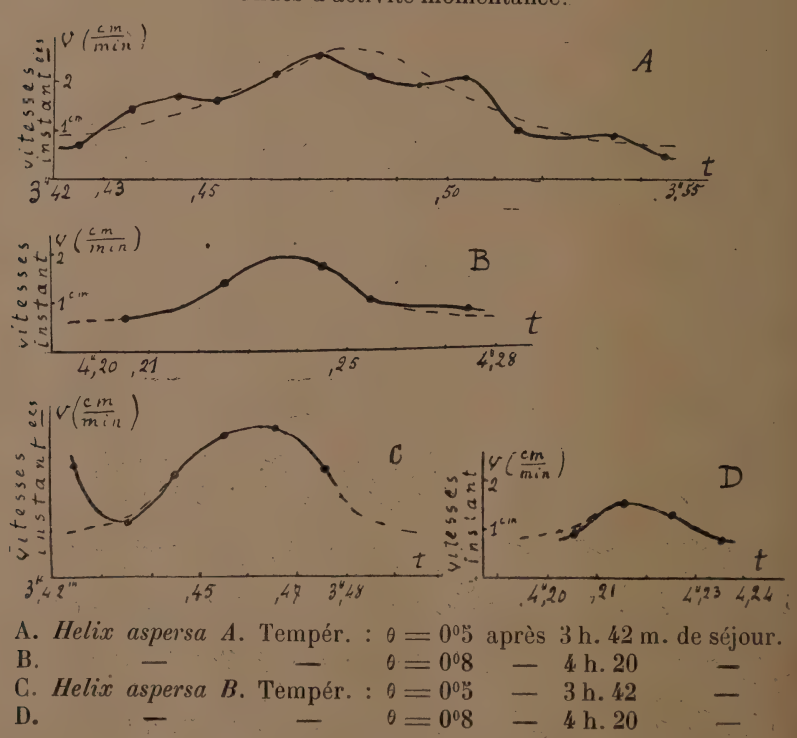
Durée de séjour :	4 h. 25. m.	4,26	4,27	4,28
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,75	1,05	*(3)	0,85

Moyenne : 1,22

(1) Tourne de 180° sa direction de marche (par la gauche).
(2) Progression interrompue par une rétraction. La progression totale pour ces 3 minutes est de 4 cm. 1.
(3) Porte la tête à droite.

Mis sur le dos après 5 h. 20 m. de séjour au froid, *A* met exactement 1 m. 25 s. à se relever entièrement.

Ondes d'activité momentanée.



A. *Helix aspersa A*. Tempér. : θ = 0°5 après 3 h. 42 m. de séjour.
B. — — θ = 0°8 — 4 h. 20 —
C. *Helix aspersa B*. Tempér. : θ = 0°5 — 3 h. 42 —
D. — — θ = 0°8 — 4 h. 20 —

Fig. 79.

2° HELIX *B*.

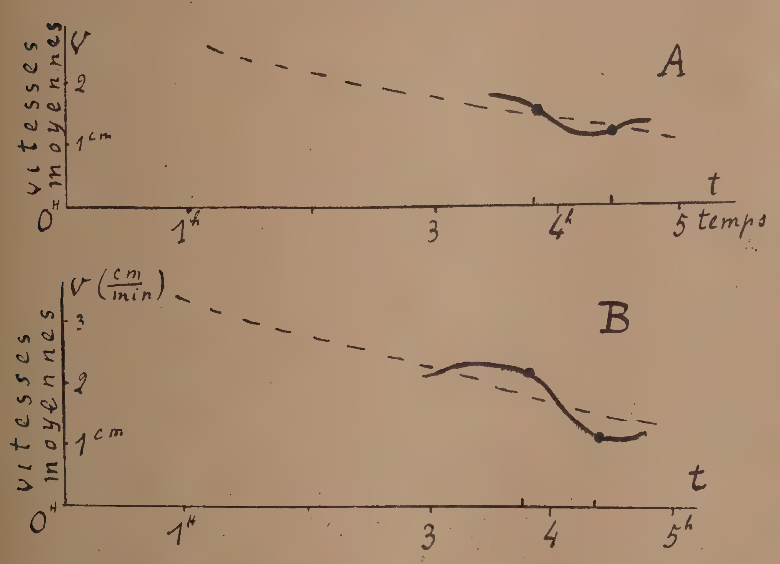
θ = 0°5. Helix B. Marche horizontale normale.
20 avril 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	3 h. 42 m. 1/2	3,43 1/2	3,44 1/2
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,8 (1)	1,1 (2)	2,1
Durée de séjour :	3 h. 45 m. 1/2	3,46 1/2	3,47 1/2
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,9	3,05	2,25
		Moyenne : 2,2	

(1) Après excitation de transport.
(2) Lève la tête et la tourne.

La reptation est rectiligne.

Courbes de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



A *Helix aspersa A*. Temp. : θ = 0°5. 20 avril 1910. Marche horiz. norm.
B. *Helix aspersa B*. Temp. : θ = 0°5. 20 avril 1910. Marche horiz. norm.

Fig. 80.

$\theta = 0°8$. *Helix B. 20 avril 1910. Marche horiz. norm.*

Durée de séjour :	4 h. 20 m.	4,21	4,22	4,23	4,24
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,9	1,55	1,3	0,8	(1)
		Moyenne : 1,14			

(1) Arrêt une minute, puis tourne, par sa droite, de 180°.

Ascension verticale. — *B*, au bout de 3 h. 30 m. de séjour dans le calorimètre, parvient encore à ramper verticalement contre la paroi du cristallisoir, mais il monte très lentement : il met 9 minutes à s'élever de 2 cm. 2. Cette paroi, il est vrai, en contact direct avec le mélange réfrigérant, est à une température plus basse que le disque ; elle est inférieure à 0°.

Vingt minutes plus tard (après 3 h. 50 m. de séjour) *B* ne monte plus le long de la paroi verticale. Il lève la tête, l'appuie un instant contre le bord froid, puis rentre dans sa coquille et s'arrête.

TEMPÉRATURE 1°2-1°5

Deux *Helix aspersa A* et *B*, préalablement trempés dans l'eau, sont mis à 11 h. 50 m. du matin à 1°3. Aussitôt les deux Escargots se mettent à ramper assez vite et avec des vitesses égales. Dix minutes plus tard je commence les mesures.

HELIX *A*.

Après 12 minutes de séjour dans le calorimètre, la vitesse est de 2 cm. 75 (tempér. : 1°2). Au bout de 2 h. 3/4 (tempér. : 1°2) je trouve *A* immobile, rentré dans sa coquille.

A 5 h. 12 m., (après 5 h. 22 m. de séjour dans le thermostat), je prends une mesure de la vitesse de reptation. La trajectoire est irrégulière, en ligne brisée.

θ = 1°4. Helix aspersa A. 20 avril 1910. Lum. du jour M. horiz. norm.

Durée de séjour :	5 h. 22 m.	5,23	5,24	5,25	5,26	5,27	5,28	5,29
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,6	*[1]	1,1	*[2]	1,5	1,6	0,9	*[3]

[1] Tourne de 45° à droite.
[2] Tourne à gauche.
[3] Change encore de direction.

Les changements de direction sont nombreux.

HELIX *B*

Après 10 minutes de séjour, *B* parcourt 4 cm. 4 (θ = 1°3). 2 h. 45 m. après le début de l'expérience *B* est accolé au disque de verre supérieur, en position renversée, le corps aux trois quarts sorti, les cornes étendues. Il n'est pas absolument immobile, mais rampe avec une extrême lenteur, ou bien son corps s'incurve lentement à droite ou à gauche. Je replace *B* sur le disque inférieur. Il rampe lentement. 4 minutes plus tard je prends une mesure.

Tempér. : θ = 1°5. Marche horizontale normale. Helix B. 20 avril 1910. Lumière du jour.

	θ : 1°5			
Durée de séjour :	3 h. 06 m.	3,07	3,08	3,09
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,90	1,15 [1]	1,80 [2]	2,80
		Moyenne : 1,9		

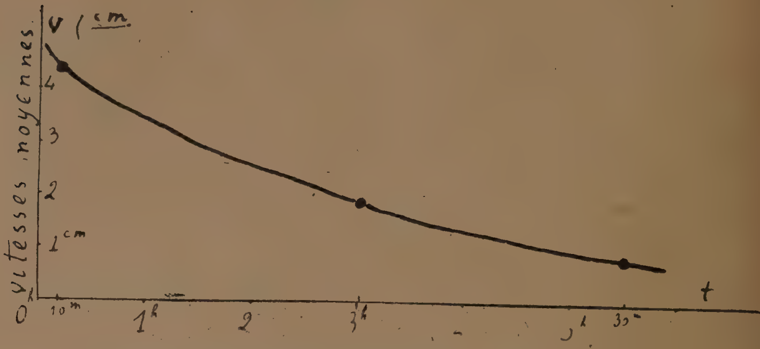
Observation : Marche irrégulière.

	θ : 1°4			
Durée de séjour :	5 h. 27 m.	5,28	5,29	5,30
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,45	1,2	0,9	0,9
		Moyenne : 0,86		

Observation : Marche régulière.

[1] Lève la tête, la tourne à sa gauche, puis à sa droite et continue d'avancer en changeant sa direction de marche de 45°.
[2] Progresse à nouveau dans la direction primitive.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 1°5. *Helix aspersa B.* 20 avril 1910.
Marche horizontale normale.

Fig. 81.

TEMPÉRATURE : 2° à 2°5

Première expérience

Deux *Helix aspersa A* et *B* (21 avril 1910), mis à 11 h. 57 m à 2°. Après 6 heures environ de séjour au froid je mesure la vitesse de reptation.

HELIX *A* (20 avril 1910)

Tempér. : θ = 2°. Marche horizontale normale.

Durée de séjour :	5 h. 51 m.	5,52	5,53	5,54	5,55
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,55 (1)	0,75	0,75	0,75	0,75
		en moyenne (2)			

Durée de séjour :	5 h. 56 m.	5,57	5,58	5,59	6,00	6,01
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,9	* (3)	2,4	1,9	1,85	1,65
		Moyenne : 1,33				

(1) Après excitation de transport.
(2) 3 cm. 05 en 4 minutes.
(3) Tourne de 180°.

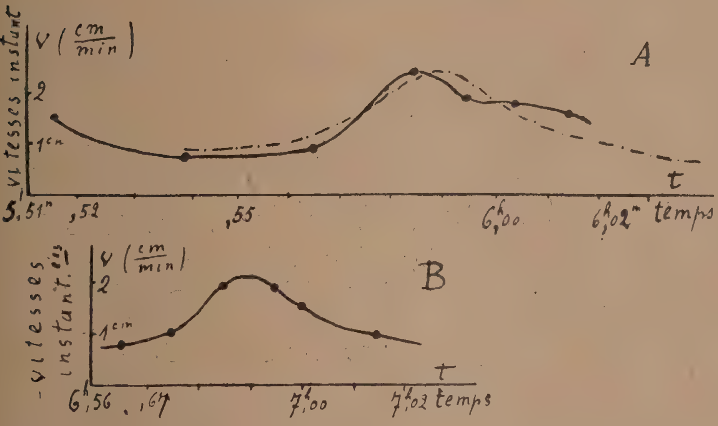
A 6 h. 20 m. du soir (6 h. 40 m. de séjour) *A* est immobile, ntré dans sa coquille. Il en est encore ainsi à 6 h. 33 m.

=2°4. Marche horizontale normale. Helix A (suite). Lum. électriq.

Durée de séjour :	6 h. 57 m. 1/2 à 7 h.	7 h. à 7 h. 03 m.
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	En moyenne 0 cm. 40 par minute	En moyenne 0 cm. 63 p. min.

Moyenne 0 cm. 52.
Observation : Reptation spontanée.

Ondes d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 2°-2°4. 21 avril 1910. Marche horizontale normale.
A : *Helix aspersa A.* Après 5 h. 51 m. de séjour.
B : *Helix aspersa B.* Après 6 h. 56 m. de séjour.

Fig. 82 et Fig. 83.

HELIX *B* (20 avril 1910)

θ = *2°0. Marche horizontale normale. Lumière du jour.*

Durée de séjour :	5 h. 56 m. 1/2	5,57 1/2	5,58 1/2	5,56 1/2
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,05	1,40	1,05	1,2

Moyenne : 1,2

A 6 h. 20 m. du soir, à la nuit tombante, le graphique de la ptation est une ligne en zig-zag sur laquelle il est difficile évaluer avec exactitude la vitesse vraie de progression. les

déplacements se trouvant combinés avec de simples changements de direction du corps.

θ = 2°4. Marche horiz normale. Helix B (suite). Lum. électriq.

Durée de séjour :	6 h. 56 m.	6,57	6,58	6,59	7,00	7,01
				en moy. (1)		
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,75	1,0	1,9	1,6	1,6	1,0
			Moyenne : 1,31			

(1) Changement de direction de 45°.

Deuxième expérience

A 1 h. 50 m. un Escargot (*Helix aspersa*) *C*, pris à 11°, est mis dans la chambre calorimétrique à 2°2. Le disque inférieur où il est posé est très légèrement mouillé. Au bout de 4 minutes l'animal s'est déplacé de 1 à 2 centimètres. Il est recroquevillé. Une seule corne oculaire est sortie. Deux minutes plus tard (1 h. 56 m.) il sort les autres cornes. Tempér. : 2°.

Puis, après 20 minutes de séjour, l'animal grimpe à la paroi verticale du cristallisoir, et de là passe à la face inférieure du disque de verre servant de couvercle au calorimètre. Il rampe ainsi la sole en haut. Je prends une mesure (voir plus loin : marche horizontale renversée). La vitesse est assez grande.

C reste ensuite longtemps collé au disque supérieur, immobile, en position renversée.

A 3 h. 15 m. (θ = 2°2), je le remets sur le fond. Il reste complètement rentré dans sa coquille, sans bouger.

Plus tard, entre 3 h. 15 m. et 3 h. 45 m., toujours rétracté, *C* tournoie d'un peu plus de 90° sur lui-même en se déplaçant de 2 cm. 25.

Tempér. : θ = 2°3 et 2°. Helix C. Marche horizontale normale. 10 mars 1910.

	θ : 2°3			
Durée de séjour :	2 h. 09 m.	2,10	2,11	2,12
			moyenne	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,0	1,45	1,5 (1)	1,5

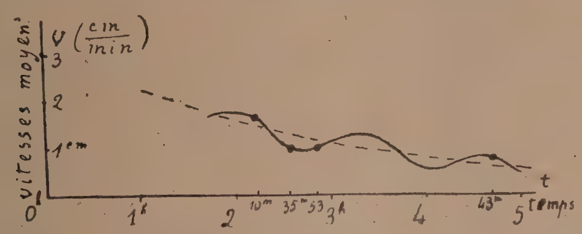
(1) Tourne de 90° à droite.

	θ : 2°	
Durée de séjour :	2 h. 32 m. à 2 h. 41 m.	2,53
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	Trajectoire en forme d'S Vitesse moyenne : 1 cm. par minute	1,0 (²)

	θ : 2°5		
Durée de séjour :	4 h. 42 m.	4,43 et 4,44	4,45 et 4,46
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,35	0,87 (moyenne)	0,95 (moyenne)

(²) Une seule mesure.
(³) Température montée à 2°5 à ce moment.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 2°-2°3. *Helix aspersa C*. 10 mars 1910.
Marche horizontale normale.

Fig. 84.

L'Escargot, mis sur le dos à 4 h. 33 m. (2 h. 43 m. de séjour au froid) pose la sole de la tête contre le fond à 4 h. 39 m., et est complètement relevé à 4 h. 41 m. 30 sec. Il a donc mis 8 m. 1/2 à se relever.

Au cours de la journée l'Escargot présente de longues périodes d'immobilité.

Mesure de la vitesse de reptation *en position renversée* à la face interne du disque supérieur. L'Escargot rampe la sole en haut.

θ = 5° (contre le disque supérieur).
Helix aspersa C. Marche renversée. 10 mars 1910.

Durée de séjour :	0 h. 38 m.	0,39	0,40
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,85	2,9	2,6

TEMPÉRATURE : 4° C.

Deux *Helix aspersa : A* et *B*, sont mis, le 18 avril, à 11 h. 29 m., à 4°. Lumière du jour bonne. Gouttes d'eau étalées sur le disque servant de piste. Les deux animaux ont été trempés dans l'eau avant l'expérience.

Aussitôt introduits dans le calorimètre, ils se mettent à ramper.

I. — HELIX ASPERSA *A*

1° *Marche horizontale normale*

Après 2 m. 30 sec. de séjour la vitesse de reptation est 3 cm. 6 par minute. Puis, 18 minutes plus tard, les mesures prises montrent que *A* est dans une *phase d'engourdissement transitoire*. La vitesse par minute est, à ce moment (21 minutes après l'introduction dans le thermostat), de 0 cm. 85 (marche spontanée ; $\theta = 4°5$). Puis il y a un arrêt d'une minute suivi d'une lente rotation sur place.

Après 2 h. 36 m. de séjour, *A*, placé sur le fond, se met à ramper. Je prends une mesure.

$\theta = 4°2$. Helix A. 18 avril. Marche horiz. norm. Lum. du jour.

Durée de séjour :	2 h. 36 m.	2,37	2,38	2,39	2,40	2,41	2,42
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,2	1,9	1,8	1,45	1,75	2,05	2,55

L'activité de *A* est bonne : mis sur le dos à 2 h. 41 m. 50 s. il s'est complètement remis sur pied à 2 h. 43 m. 22 s., c'est-à-dire en une minute et demie ($\theta = 4°$).

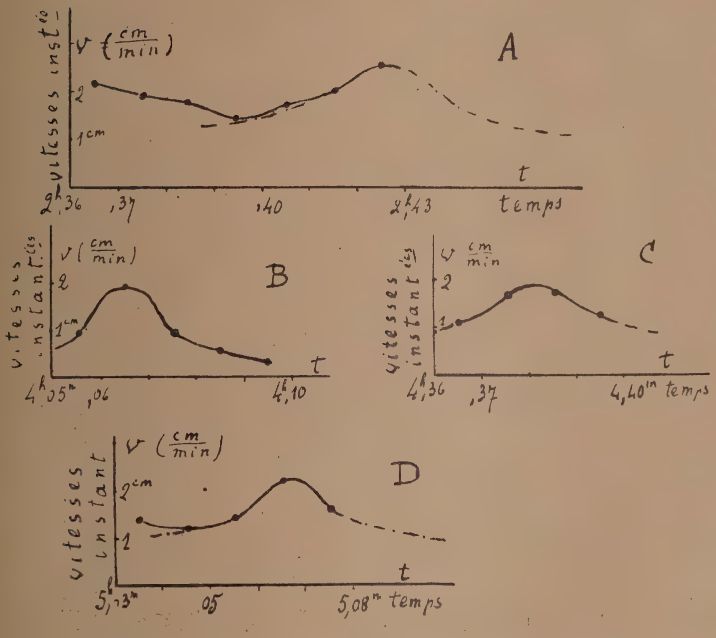
La sensibilité de *A* est très bonne : le contact d'une pointe sur le pied fait rétracter les cornes et la tête. Un instant plus tard, après une légère piqûre au pied, il rampe avec une vitesse anormale : 4 cm. 24 en une minute.

$\theta = 4^o$. *Helix A. M. horiz normale. 18 avril 1910. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	4 h. 05 m.	4,06	4,07	4,08	4,09
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	0,9	1,9	0,9	0,55	0,3

La sensibilité de *A* reste bonne : le contact d'une pointe le fait rétracter entièrement.

Ondes d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 4^o$. *Helix aspersa A*. 18 avril 1910.
A : $\theta = 4^o2$; après 2 h. 36 m. de séjour
B : $\theta = 4^o0$; après 4 h. 05 m.
C : $\theta = 4^o0$; après 4 h. 35 m.
D : $\theta = 4^o3$; après 5 h. 03 m.

Fig. 85.

Après 4 h. 35 m. de séjour, nouvelle mesure de vitesse.

$\theta = 4^{\circ}$. *Helix A (suite). Marche horizontale normale. Lum. du jour*

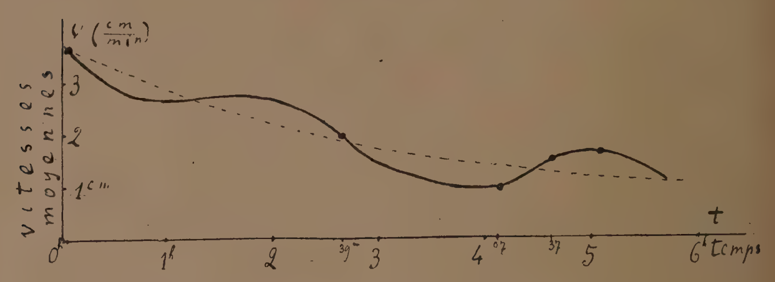
Durée de séjour :	4 h. 35 m.	4,36	4,37	4,38	4,3
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	(1)	0.55 } 1,1	1,65	1,7	1,3
		Moyenne : 1,4			

(1) Pendant 1 min. 1/4 promène sa tête levée à gauche et à droite

Tempér. : $\theta = 4^{\circ}3$. *Helix A (suite). Marche horizontale normale*

Durée de séjour :	5 h. 03 m.	5,04	5,05	5,06	5,07
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,4	1,2	1,4	2,2	1,6

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 4^{\circ}$. *Helix aspersa A*. 18 avril 1910.
Marche horizontale normale.
Fig. 87.

2° *Marche verticale de A*

Après 3 h. 20 de séjour dans le calorimètre, *A* met 1 m. 45 s. pour gravir la paroi verticale du cristallisoir, haute de 9 cm. (dist. vertic. au-dessus du disque-arène).

II. — HELIX *B*

1° *Marche horizontale normale*

Mis dans le calorimètre ($\theta = 4^{\circ}5$) à 11 h. 29 m. du matin.

$\theta = 4°5$. *Helix B. 18 avril 1910. Lumière du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 04 m.	0,05	0,06
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,85	4,45	4,50

Moyenne : 4,6

A 2 heures après-midi je retrouve *B* collé à la face interne du disque supérieur. Je le décolle et le place sur le disque-arène (2 h. 05 m.). Il reste immobile à l'endroit où je l'ai placé jusqu'à 2 h. 20 m. (phase de torpeur).

A 2 h. 20 m. il se met à ramper, lentement d'abord, puis plus vite.

$\theta = 4°$. *Helix B. 18 avril 1910. M. horiz. nor. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	2 h. 56 m.	2,57	2,58	2,59	3,00	3,01
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,0	1,6	2,4	2,95	2.95	3,7

Moyenne : 2,60

B mis sur le dos à 2 h. 41 m. 30 s. (3 h. 12 m 30 s. après son introduction dans le calorimètre), met 3 min. 25 sec. à se redresser complètement ($\theta = 4°$). La sensibilité de *B* est d'ailleurs extrêmement délicate à ce moment. La simple approche brusque de la main tenant le crochet, suffit, avant tout contact direct, à le faire rétracter (ombre portée, pression de l'air déplacé ?). Le même phénomène a lieu encore plus tard, à 3 h. 22. m. *B* reste ensuite 17 minutes immobile, recroquevillé.

$\theta = 4°$. *Helix B (suite). Marche horizontale normale, 18 avril 1910.*

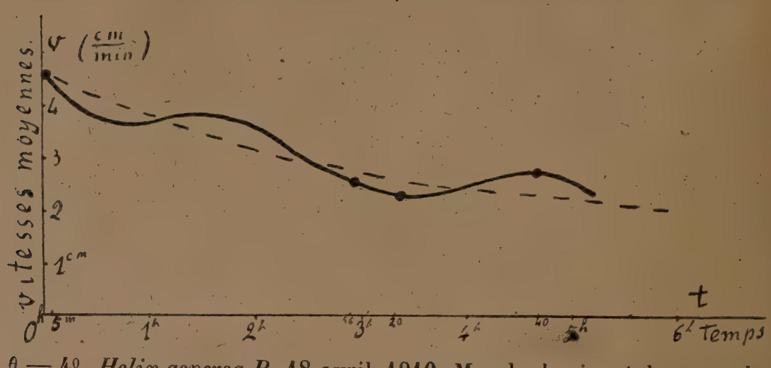
Durée de séjour :	3 h. 21 m.	3 h. 22 m.
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,0	2,6

Moyenne : 2,30

Durée de séjour :	4 h. 39 m.	4,40	4,41	4,42
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,4	2,95	2,85	3,75

Moyenne : 2,74

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



θ = 4°. *Helix aspersa B.* 18 avril 1910. Marche horizontale normale.

Fig. 87.

2° *Marche verticale de B*

7 minutes après son introduction dans le calorimètre, *B* met 2 min. 30 sec. pour gravir la paroi verticale du cristallisoir haute de 9 cm.

Le surlendemain je trouve l'un des Escargots engourdi. L'autre a l'avant du corps sorti de sa coquille, mais ne se déplace guère. Tous les deux sont en bon état.

TEMPÉRATURE : 6°

Deux *Helix aspersa A* et *B* sont mis le 22 avril 1910, à midi, dans le calorimètre. La température de celui-ci, est à ce moment 6°.

Plaques d'eau sur le disque-arène. Lumière moyenne.

I. — HELIX ASPERSA *A*

A 2 h. 48 m. (θ = 6°4) la sensibilité de *A* est très fine : la main passée simplement devant les cornes à 3 cm. environ, sans le toucher, suffit à faire rétracter l'animal.

1° *Marche horizontale normale*

Tempér. : θ = 7°3. Helix aspersa A. 22 avril 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	2 h. 53 m.	2 h. 54 m.
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	4,70	4,80

Moyenne : 4,75

θ = 6°. Helix A. 22 avril 1910. Lumière du jour. Marche horiz.

Durée de séjour :	3 h. 16 m.	3,17	3,18
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,95	4,1	3,3

Moyenne : 3,45

Tempér. : θ = 6°. Helix A. 22 avril 1910. Id.

Durée de séjour :	4 h. 18 m.	4,19	4,20	4,21	4,22
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,3	2,7	3,0	3,15	2,65

Moyenne : 2,76

θ = 6°4 et 6°8. Helix A (suite). Marche horizontale normale.

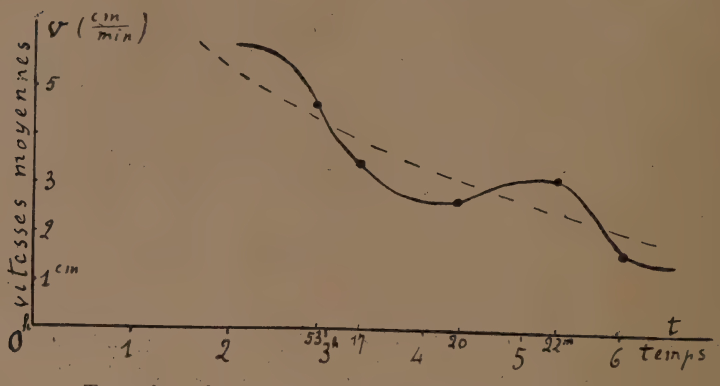
	θ : 6°4	
Durée de séjour :	5 h. 21 m.	5 h. 22 m.
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,85	3,55

Moyenne : 3,2

	θ : 6°8		
Durée de séjour :	6 h. 00 m.	6,01	6,02
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,2	0,95	1,7

Moyenne : 1,61

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 6°. *Helix aspersa A*. 22 avril 1910.

Fig. 88.

2° *Marche verticale*

1° Après 4 h. 35 m. de séjour à 6°-7°, *A* monte verticalement de 7 cm. 6 en 2 min. 15 sec , soit 3 cm. 38 par minute ;

2° Après 5 h. 48 m. de séjour, *A* gravit verticalement 8 cm. 3 en 3 min. 45 sec., soit 2 cm. 21 par minute.

II. — HELIX *B*

1° *Marche horizontale normale*

De 2 h. 21 m. à 2 h. 22 m. *B* lève la tête et la tourne à droite et à gauche ; puis il rampe ainsi.

Tempér. : θ = 5°.9 Helix B. Marche horizontale normale.
22 avril 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	2 h. 22 m.	2,23	2,24	2,25	2,26	2,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,8	1,5	3,1	3,7	4,05	3,05

Ondes d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 6°$. *Helix aspersa B.* 22 avril 1910.
A : après 2 h. 22 m. de séjour $\theta = 5°9$
B : après 3 h. 11 m. de séjour $\theta = 6°$.

Fig. 89.

Tempér. : $\theta = 6°$. Helix B. 22 avril 1910. Marche horiz. norm.

	θ : 6°					
Durée de séjour :	3 h. 11 m.	3,12	3,13	3,14	3,15	3,16
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,65	1,75	3,3	4,2	3,9	2,75

	θ : 6°5	
Durée de séjour :	5 h. 47 m.	5 h. 48 m.
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,05	5,2

La lumière électrique vient d'être allumée

2° *Marche verticale*

1° Après 4 h. 35 m. de séjour dans le calorimètre, *B* monte de 8 cm. 2 en 2 min. 30 sec., soit 3 cm. 28 par minute ;

2° Après 5 h. 22 m. de séjour à 6°, *B* monte de 8 cm. 5 en 3 min. 40 sec., soit 2 cm. 32 par minute ;

3° Après 5 h. 30 m. de séjour, la vitesse ascensionnelle verticale est de 8 cm. 5 en 3 m. 45 sec., soit 2 cm. 28 par minute.

Temps nécessaire aux deux Escargots pour se redresser

(On tient les animaux pour entièrement redressés au moment où le pied est, sur toute sa longueur, appliqué sur le plan horizontal et où la coquille a cessé d'osciller).

Après 3 h. 21 m. de séjour à 6°-7° :

A : 1 min. 35 sec.
B : 0 min. 55 sec.

A 4 h. 23 m. (même durée de séjour : 4 h. 23 m.), *B* me
1 minute à se relever.

TEMPÉRATURE : 8°5

Deux *Helix aspersa*, *A* et *B*, sont mis, le 27 avril 1910, midi 01 min., dans le calorimètre à 8°. Flaques d'eau sur l disque inférieur. Lumière bonne.

Au bout d'une demi-minute *A* lève la tête, la tourne à droit et à gauche, puis, à midi 02 min., se met à ramper.

B demeure immobile.

I. — HELIX *A*

1° *Marche horizontale normale*

De midi 03 m. 30 s. à midi 05 m., la vitesse de reptation pa demi-minute est : 2 cm. 55 ; 2 cm. 95 ; 2 cm. 55, soit, e moyenne 5 cm. 36 par minute.

A 2 h. 05 m. ($\theta = 8°5$) je retrouve les deux Escargots collé au disque supérieur, en position renversée. Je les remets su le disque inférieur. Deux minutes plus tard, *A* commence à sortir ses cornes, mais reste immobile, le corps enfoncé encor dans sa coquille.

Tmep : $\theta = 8°5$. Helix A. 27 avril 1910. Marche horizont. normale

Durée de séjour :	2 h. 09 m.	2,10	2,11	2,1
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	3,25	4,55	6,35	5,8
		Moyenne : 5		

Temp. : $\theta = 8°5$. Helix A 27 avril 1910. Marche horiz norm

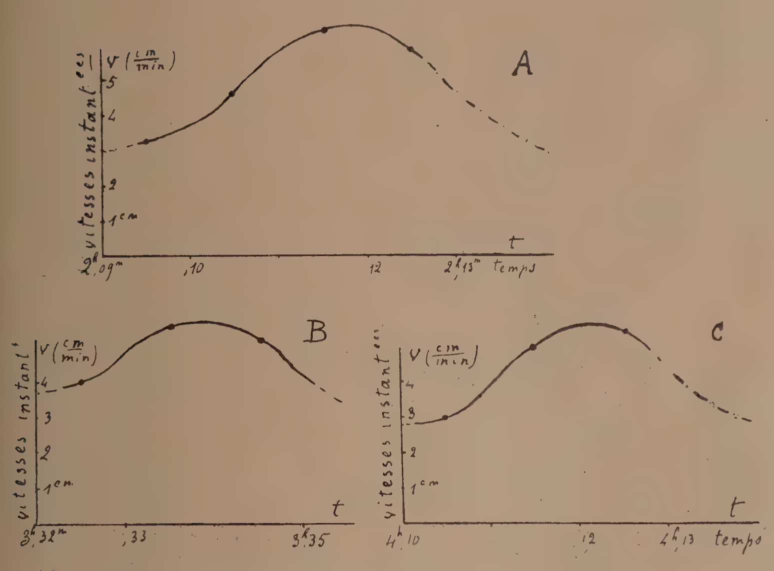
Durée de séjour :	3 h. 25 m.	3,26	3,27	3,32	3,33	3,3
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	5,2	6,1	6,7	4,0	5,5	5,2
	Moyenne : 6			Moyenne : 4,92		

Temp. : θ = 8°5. Helix A. 27 avril 1910. Marche horiz. norm.

Durée de séjour :	4 h. 10 m.	4,11	4,12	4,19	4,20
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,0 (1)	5,0	5,4	6,3	5,5
	Moyenne : 4,5			Moyenne : 5,9	

(1) Lève la tête, la porte à droite et à gauche, et tourne à angle droit.

Ondes d'activité momentanée.



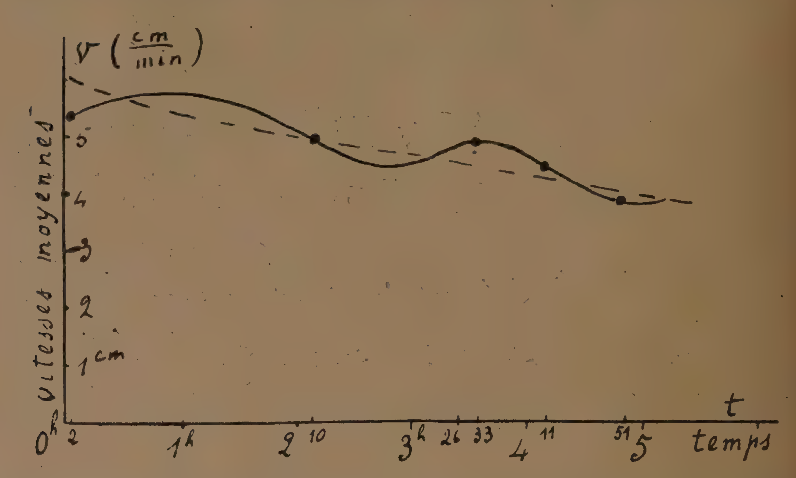
Tempér. : θ = 8°5. *Helix aspersa A*. 27 avril 1910.
A : après 2 h. 09 m. de séjour. θ = 8°5. B : après 3 h. 32 m. θ = 8°5.
C : après 3 h. 32 m. θ = 8°5.

Fig. 90.

Tempér. : θ = 8°7. Helix A (suite). Marche horizontale normale.

Durée de séjour :	4 h. 50 m.	4,51
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,05	3,7
	Moyenne : 3,8	

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 8^{\circ}5$. *Helix aspersa A* 27 avril 1910. Marche horiz. normale.

Fig. 91.

2° *Marche verticale*

1° Au bout de 2 h. 13 m. 30 s. de séjour à 8°5, *A* met 1 m. 35 s. pour monter verticalement de 8 cm. 4 ; soit une vitesse de 5 cm. 3 par minute.

2° Après 4 h. 53 m. de séjour dans le calorimètre, *A* met 2 m. 15 s. pour monter (obliquement) de 9 cm., soit une vitesse de 4 cm. par minute.

3° Mis sur le dos au bout de 4 heures de séjour, *A* met 1 m. 15 s. à se relever entièrement.

La sensibilité de *A* est bonne mais non extrême comme celle de *B*.

HELIX *B*

1° *Marche horizontale normale*

Mis à midi 01 m. Reste d'abord immobile (midi 02 m. ; midi 05 m.).

A 2 h. 05 je retrouve *B* collé, en position renversée, au disque

supérieur. Je le remets sur le disque-arène. Il commence aussitôt à ramper.

A 2 h. 08 et 2 h. 09, je mesure sa vitesse de reptation : 5 cm. 3 et 5 cm. par minute. *Moyenne* : 5 cm. 15 ($\theta = 8^o5$). 3 h. 25 m. ($\theta = 8^o5$). *B* est dans une phase d'inertie physiologique : il se déplace avec une *extrême* lenteur, le corps à demi-sorti seulement. Quelques minutes plus tard (3 h. 32) *B*, même après déplacement, demeure *immobile*, le corps et la tête entièrement cachés dans sa coquille. (3 h. 35 : même état). L'état de torpeur est devenu parfait.

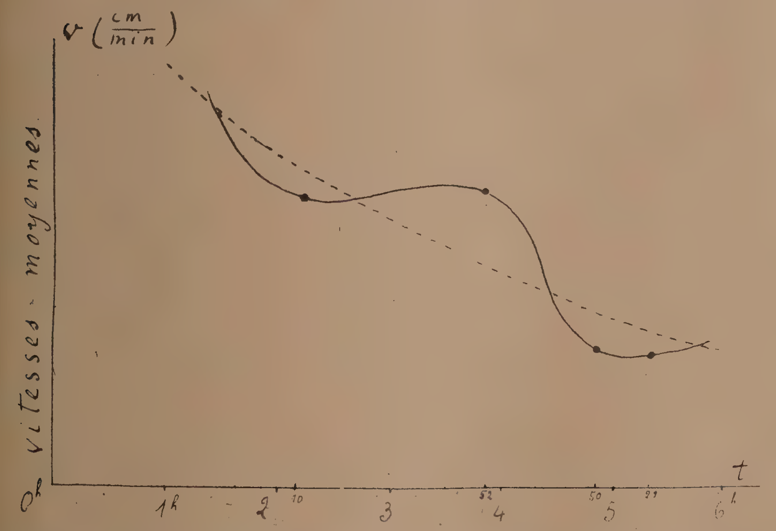
A 3 h. 52 m. *B* est dans un état d'activité forte. Il s'est mis en marche spontanément. Je prends des mesures de vitesse.

$\theta = 8^o7$. Helix B. 27 avril 1910. Marche horiz. norm. Lum. du jour.

	$\theta : 8^07$		$\theta : 8^03$		
Durée de séjour :	3 h. 52 m.	3,53	4,50	4,51	4,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,6	5,1	2,2	3,2	2,4

Moyenne : 5,35

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 8^05$. *Helix aspersa B.* 27 avril 1910. Marche horizontale normale.

Fig. 92.

	θ : 8°5
Durée de séjour :	5 h. 21 m. 30 s. à 5 h. 25 m.
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2 cm. 4 en moyenne [1]

[1] Marche un peu inégale et désorientée.

2° Marche verticale

1° Après 2 h. 10 m. de séjour à 8°5, *B*, pour monter verticalement de 8 cm. 4 met 1 m. 55 s. ($\theta = 8°5$), soit une vitesse de 4 cm. 4 par minute.

3° Oscillations de l'activité motrice. Sensibilité

L'état physiologique de *B* présente de fortes oscillations. Son activité motrice, forte vers 2 h. 10 m., est très basse vers 3 h. 30 m. Elle se relève de nouveau vers 3 h. 50 m. Vers 4 h. 10 m., nouvelle phase d'inactivité : après déplacement, *B* reste une dizaine de minutes presque complètement retiré dans sa coquille. Seules deux cornes, à demi-étirées à peine, dépassent le bord.

A 4 h. 25 m. il rampe de nouveau.

La sensibilité de *B* à ce moment est extrême : le seul déplacement d'air produit par le soulèvement du disque supérieur, l'incite déjà à rentrer ses cornes. La pointe courbe du crochet, posée sur le pied, le fait rétracter entièrement.

TEMPÉRATURE 10°

HELIX ASPERSA *B*

Mis le 29 avril 1910 à 11 h. 11 m. du matin dans le calorimètre. La température de celui-ci est à ce moment 10°2. Flaques d'eau sur le disque. Au bout de moins d'une minute il sort la tête de sa coquille, puis se met doucement à ramper.

Entre 11 h. 12 m. et 11 h. 14 m., *B* tourne à droite, puis à gauche déviant finalement de 90° dans cette dernière direction. Marche lente.

1° *Marche horizontale normale*

$\theta = 10°$. *Helix aspersa B. 29 avril 1910. Marche horiz. norm. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	0 h. 7 m.	0,11	0,12	0,13
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,1	5,45	6,0	5,9
		Moyenne : 5,78		

A 2 heures, je retrouve *B* collé, en position renversée, au disque supérieur. Je le remets sur le disque inférieur. A 2 h. 04 m. il rampe déjà.

$\theta = 10°$. *Helix B* (*suite*). *Marche horiz. normale. Lum. moyenne.*

Durée de séjour :	3 h. 02	3,03	3,04	3,05	3,06
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,3	3,7	4,15	5,8	5,0
			Moyenne : 4,4		

3 h. 14 m. après l'introduction de *B* dans le calorimètre : *B* manifeste une tendance nette à ramper dans la direction opposée à celle d'où vient la lumière. Placé face à la lumière, il se retourne de 180° *sur place* (fig. 93).

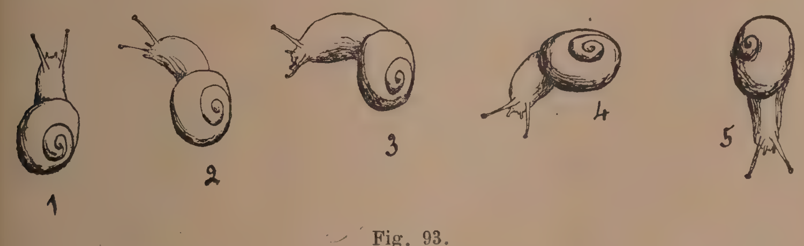


Fig. 93.

Replacé de nouveau face à la lumière 10 minutes plus tard *B* change encore sa direction de 180°, cette fois-ci en rampant.

Enfin, pour la troisième fois, à 2 h. 40 m., *B*, orienté vers la lumière, après avoir levé la tête, et portée alternativement à droite et à gauche, puis être revenu même dans la direction finit par tourner le dos à cette direction.

A 3 h. 07 m. (3 h. 56 m. de séjour dans le calorimètre. $\theta^\circ = 10^\circ$), après déplacement, *B*, d'abord orienté face à la lumière, *tâtonne plusieurs minutes*, finalement il tourne et rampe à l'opposé de la lumière.

L'orientation de la marche dans la direction inverse de celle d'où vient la lumière, est donc, à présent, sous la dépendance de phénomènes moins intenses qu'à 2 h. 30.

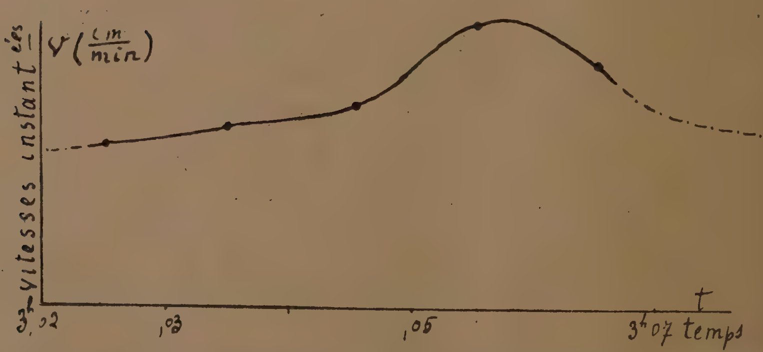
A 3 h. 27 m. (4 h. 16 m. de séjour) *B* ne présente plus de phototropisme négatif : orienté à l'opposé de la lumière, il se tourne d'abord vers elle, hésite, et finalement se déplace perpendiculairement à la direction de celle-ci.

Temp. : $\theta = 9^\circ 6$. Helix B (suite). 29 avril 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	3 h. 32 m.	3,33
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,4	6,2
	Moyenne : 5,3	

A 4 h. 15 m. je répands de nouveau de minces couches d'eau sur le disque inférieur.

Onde d'activité momentanée.



Tempér. : $\theta = 10^\circ$. *Helix aspersa B*. 29 avril 1910. Après 3 h. 02 de séjour.

Fig. 94.

θ = 10°3. Helix B (suite). Marche horiz. normale. Lum. du jour.

Durée de séjour :	5 h. 11 m.	5,12	5,13
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,6 (1)	3,95	5,2

(1) L'Escargot orienté à l'opposé de la lumière tourne de 90° à sa droite, puis incline ensuite de plus en plus sa trajectoire vers la fenêtre.

Le phototropisme négatif de *B* a maintenant complètement disparu.

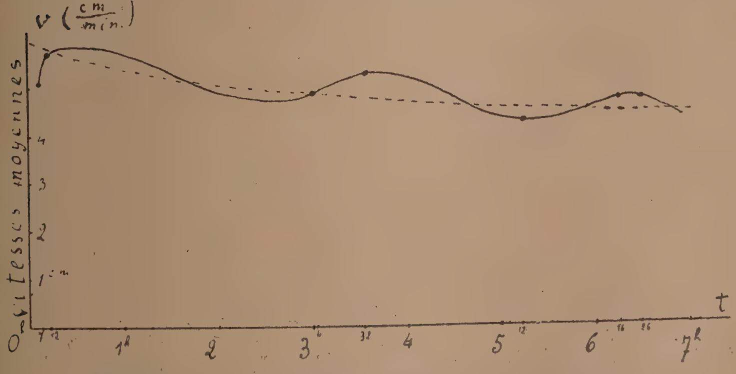
Les Escargots, d'autre part, ne rampent plus droit devant eux, comme au début de l'expérience ; ils tournent soit à droite, soit à gauche, après s'être un court instant retirés dans leur coquille à la suite du transport. L'incertitude de la direction de marche, du moins au début, s'est manifestée dès 2 h. 40 m.

Tempér. : θ = 10°. Helix B (suite). Marche horizontale normale.

Durée de séjour :	6 h. 16 m.	6,17	6,26	6,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,0 (1)	5,4	4,0 (2)	5,45

(1) Porte, pendant la première demi-minute la tête à gauche, et la lève un instant.
(2) Porte la tête à droite, puis à gauche.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 10°. *Helix aspersa B.* 29 avril 1910.
Marche horizontale normale.

Fig. 95.

2° Marche horizontale renversée

Après 3 h. 10 m. de séjour dans le calorimètre, les distances parcourues, relevées de quart de minute en quart de minute, sont les suivantes :

1,7 1,7 1,7 1,8 1,65

soit 6 cm. 8 par minute ($\theta = 10°$).

3° Marche verticale

1° Après 3 h. 07 m. de séjour à 10°, *B* met 1 min. 33 sec. pour escalader verticalement la paroi du cristallisoir, haute de 8 cm. 4, soit 5 cm. 42 environ par minute ;

2° Pour monter *obliquement* de 9 cm. 2, *B*, après 6 h. 18 m. de séjour, met 1 min. 30 sec. ; soit 6 cm. 1 par min.

3° Pour monter verticalement de 8 cm. 5, *B* met 1 min. 15 s. après 6 h. 28 m. de séjour à 10°.

4° Relèvement

A 4 h. 45 m. 40 s. (5 h. 34 m. 40 s. de séjour), je mets *B* sur le dos. Il est entièrement relevé à 4 h. 47 m. Soit : 1 min. 20 sec.

TEMPÉRATURE : 15°

2 mai 1910. Les deux *Helix aspersa A* et *B* sont mis à 2 h. 46 m. 30 s. dans le cristallisoir-calorimètre. Température : 15°. Lumière moyenne. Flaques d'eau sur le disque-arène. *A* et *B* se mettent aussitôt à ramper. *B* a tourné d'un quart de cercle à gauche.

HELIX *A*

Marche horizontale normale

Tempér. : $\theta = 15°$. Helix A. Marche horizontale normale.
2 mai 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 01 m. 30 s.	0,04,30	0,05,30
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	$>$6,0 (1)	7,45	8,3

(1) L'Escargot a été retardé dans sa marche par la rencontre des deux thermomètres couchés.

Tempér. : $\theta = 15°$. *Helix A (suite). Marche horizontale normale.*

Durée de séjour :	0 h. 30 m.	0,31	0,32	0,33	
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	4,0	4,3 (¹)	2,75	1,8	
Durée de séjour :	0 h. 34 m.	0,35	0,36	0,37	0,38
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,45	3,95	2,8	3,5	3,8
		Moyenne : 3,15			

(¹) Puis tourne de presque 180°.
(²) Tourne de 135°, puis continue à tourner.

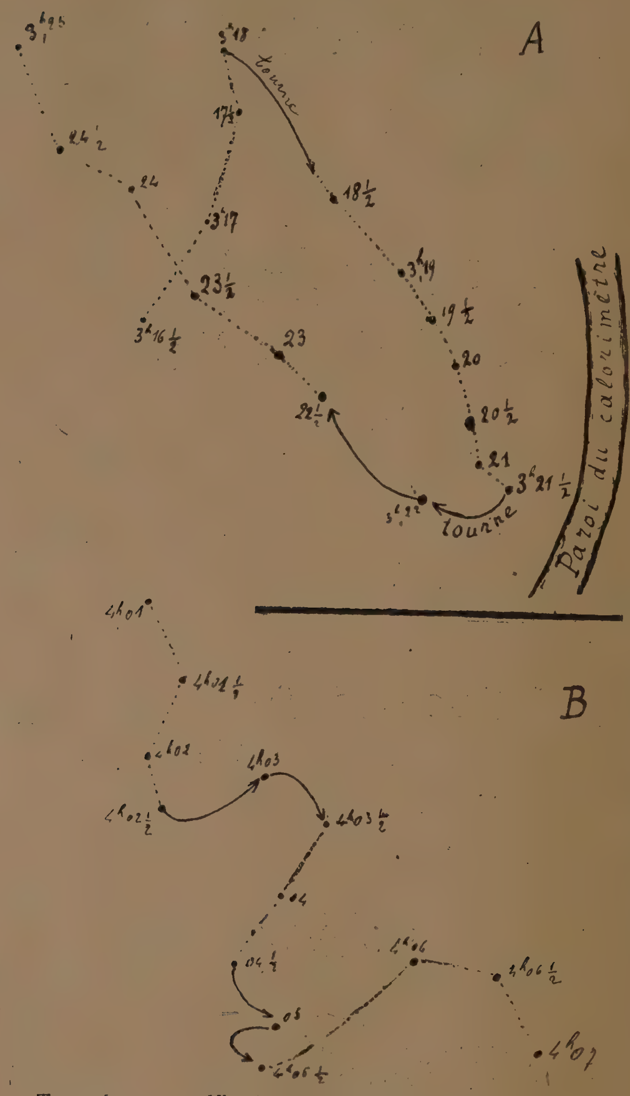
$\theta = 15°$. *Helix A (suite). Marche horizont. normale. 2 mai 1910.*

Durée de séjour :	1 h. 15 m.	1,16	1,17
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,95	2,9 (¹)	3,1 (²)
Durée de séjour :	1 h. 18 m.	1,19	1,20
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,8 (³)	4,38 (⁴)	3,0 (⁵)

(¹) Lève la tête et tourne à gauche.
(²) Tourne à droite.
(³) Dévie à gauche.
(⁴) Décrit un arc d'une demi-circonférence de 0 cm. 75 de diamètre.
(⁵) Change sa direction de 135°.

Les trajectoires correspondant aux derniers tableaux forment des boucles ou des sinuosités irrégulières, comme le montrent les figures ci-contre, au lieu d'être à peu près rectilignes comme d'ordinaire. Les vitesses de reptation sont, en même temps, très irrégulières, et ne montrent plus le rythme habituel.

Il y assurément un changement physiologique qui s'opère. A 5 heures (2 h. 14 m. de séjour dans le calorimètre) *A* est immobile. Le corps n'est pas entièrement rentré dans la coquille. Il est à demi-sorti, dans un état partiel de rétraction. Les cornes ne sont étirées qu'au tiers de leur longueur. L'Escargot ne fait aucun mouvement.



Tempér. : $\theta = 15^{\circ}$. Marche horizontale normale.
Helix aspersa A (fig. A et B).
Fig. 96 et 97.

HELIX *B*

B, à partir de 3 h. 15 m. tombe dans un état de torpeur complète. Il se retire dans sa coquille et demeure immobile

jusqu'au soir. Il ne se met même pas en mouvement à la suite de l'excitation due à un transport. Le disque inférieur sur lequel il est porte cependant de nombreuses flaques d'eau. Entre le moment de son introduction dans le thermostat (2 h. 46 m. 30 s.) et 3 h. 15 m. *B* a manifesté cependant une certaine activité.

1° Marche horizontale normale

Après 3 minutes de séjour dans le calorimètre *B* parcourt 8 cm. 65 en une minute.

2° Marche verticale

Pour gravir verticalement 8 cm. 5 *B* met 1 minute, soit 8 cm. 5 par minute. $\theta = 15°5$.

3 Marche horizontale renversée

B, rampant en position renversée, contre la face interne du disque supérieur, parcourt : 5 cm. 65 la première minute, puis 4 cm. 75 la seconde, après 8 minutes de séjour.

TEMPÉRATURE : 17°

HELIX ASPERSA *A*

Mis le 8 mars 1910, à 2 h. 55 m. après-midi, dans le cristallisoir-calorimètre.

1° Marche horizontale normale

Tempér. : $\theta = 17°$. Helix aspersa A. 8 mars 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 h. 03 m.	0,30	0,31	1,15
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	10,2	10,4	8,7	13,15

2° *Marche horizontale* RENVERSÉE

Tempér. : θ = 17°. Helix aspersa A. 8 mars 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 h. 05 m.	0,06	0,34	0,35
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,1	5,8	4,45	4,2

Tempér. : θ = 17°. Helix A. 8 mars 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 55 m.	0,56	0,57	0,58	0,59
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,55	2,75	2,65	2,9	3,3

Remarque. — Trajectoire très irrégulière.

Tempér. : θ = 17°. Helix A (suite).

Durée de séjour :	1 h. 19 m.	1,20	1,21	1,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,5	2,6	3,4	3,5

Remarque. — Trajectoire rectiligne presque parfaite.

3° *Marche verticale*

Tempér. : θ = 17°. Helix A. 8 mars 1910. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 h. 05 m.	0,32	1,18
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	10,8 (1)	10,43	8,47

(1) Par proportion sur un quart de minute.

TEMPÉRATURE : 20°

4 mai 1910. Deux *Helix aspersa A* et *B* mis à 11 h. 19 m. matin dans le calorimètre. Température 20°. Lumière bonne. Flaques d'eau sur le disque inférieur.

A se met aussitôt à ramper, en tournant à sa gauche d'abord, puis à sa droite.

A 11 h. 25 m., *B*, jusque-là immobile sort de sa coquille ; à 11 h. 25 m. 45 s. je prends des mesures sur sa vitesse de reptation.

HELIX *B*

1° *Marche horizontale normale*

Temp : θ = 20°2. Helix B. Marche horizontale normale.
4 mai 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 06 m.	0,07	0,08
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,6	6,75	7,0

θ = 20°3 et 20°5. Helix B (suite). 4 mai 1910. M. horiz. normale.

Durée de séjour :	3 h. 14 m.	3,15	3,21	3,22
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,2	8,1 (1)	7,5	7,95
	Moyenne : 7,7		Moyenne : 7,73	

(1) Par proportion.

θ = 20°. Helix B (suite). 4 mai 1910. Marche horiz. normale.

Durée de séjour :	4 h. 04 m.	4,05	4,20	4,37	4,38
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,5(1)	5,5	6,6	6,2	5,55
	Moyenne : 6,07		Moy. : 6,6	Moy. : 5,9	

(1) Jette la tête à droite et à gauche.

De 5 h. 15 m. à 5 h. 30 m., *B*, retiré dans sa coquille, demeure inerte. A 5 h. 30 m. je le déplace et le mouille. Cinq minutes après voici les mesures prises de sa marche *très lente*.

θ = *19°8. Helix B (suite). Marche horiz. normale. 4 mai 1910.*

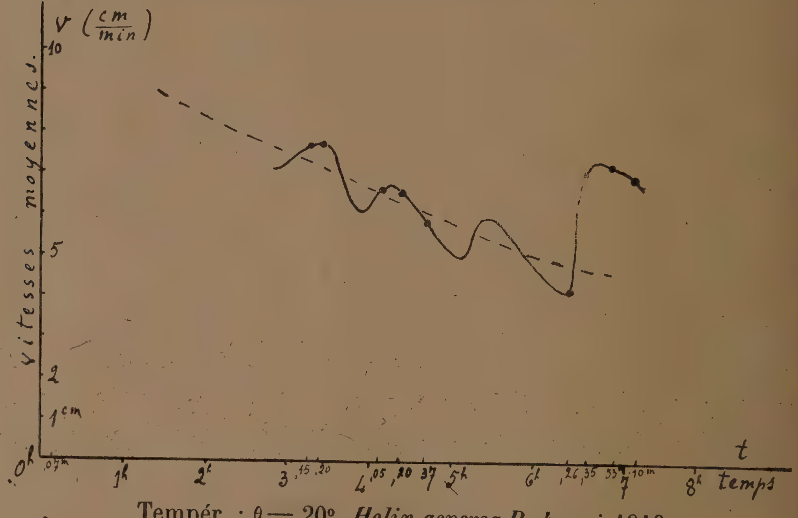
Durée de séjour :	6 h. 16 m.	6,17	6,18
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$	1,4	0,7	0,8

Puis, 6 minutes plus tard, la marche est beaucoup plus rapide.

θ = *19°8. Helix B (suite). Marche horiz. normale. 4 mai 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 25 m.	6,26	6,27	6,35
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,6	4,4	3,55	7,1

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 20°. *Helix aspersa B*. 4 mai 1910.
Marche horizontale normale.

Fig. 98.

θ = *19°8 et 20°. Helix B (suite). Marche horiz. normale. 6 mai.*

	θ : 19°8		θ : 20°	
Durée de séjour :	6 h. 53 m.	6,54	7,10	7,11
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,4	7,2	7,7	6,2
	Moyenne : 7,3		Moyenne : 6,9	

2° *Marche verticale*

Pour s'élever verticalement de 8 cm. 4, *B* met 0 min. 48 sec. après 3 h. 15 m. de séjour à 20°.

Autre mesure de l'activité. — Mis sur le dos, *B* met 0 m. 44 s pour se relever (après 3 h. 54 m. de séjour à 20°).

II. — HELIX *A*

1° *Marche horizontale normale*

Mis à 11 h. 19 m. Déplacé à 11 h. 28 m., *A* tourne la tête à gauche, puis la lève, puis part. Mesure :

Tempér. : θ = 20°. Helix A. Marche horizontale normale.
4 mai 1910. Lumière bonne.

Durée de séjour :	0 h. 10 m.	0,11	0,12
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	8,9	9,1 (1)	10,9 (?) (2)
	Moyenne : 9,0		

(1) Tourne de 135° à sa droite et lève la tête.
(2) Lève la tête et décrit un demi-cercle à droite, puis changement de direction complet : porte la tête à gauche.

Remarque. — La trajectoire est une courbe anguleuse qui se recoupe (fig. 99).

A 2 h. 05 m. (2 h. 46 m. de séjour à 20°), je retrouve *A* collé au disque supérieur, en position renversée. A 2 h. 40 m., *A*, replacé sur le disque inférieur, tourne l'avant du corps à gauche, puis, aussitôt après, à droite. Oscillations de la tête : il la porte plusieurs fois à droite et à gauche, puis la lève. Enfin, l'animal se tourne dans une direction diamétralement opposée, et se met à ramper.

Trajectoire d'*Helix aspersa A*, à 20°



Tempér. : $\theta = 20^\circ$. *Helix aspersa A*. 4 mai 1910. Après 10 min. de séjour.

Fig. 99.

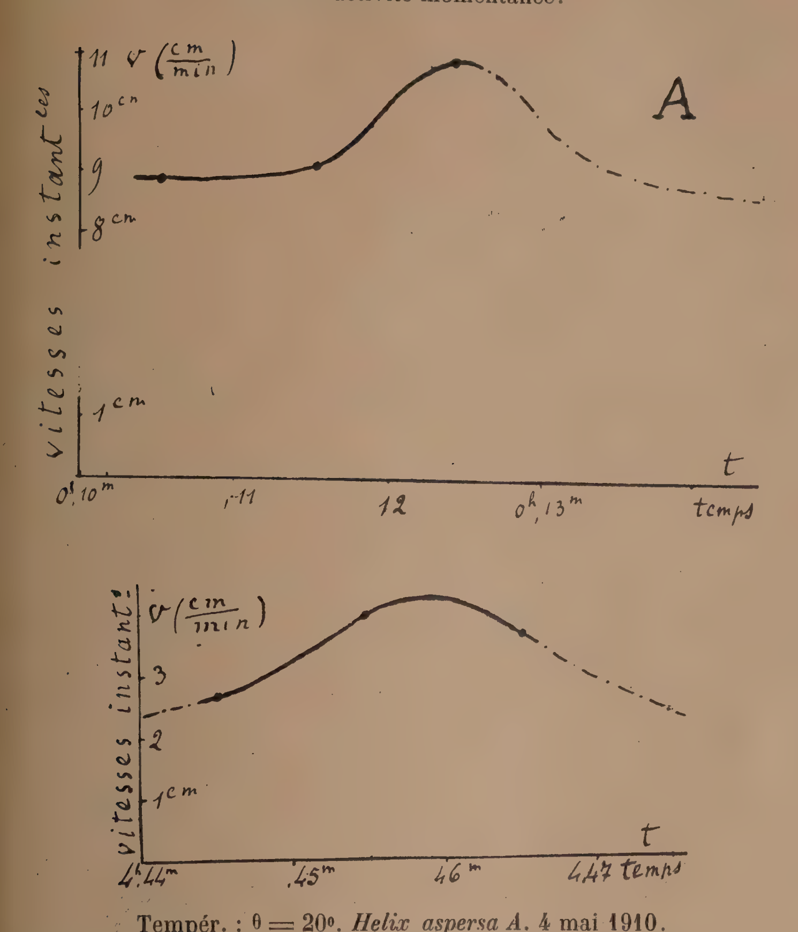
Tempér. : $\theta = 20^\circ$. Helix A (suite). Marche horizontale normale. 4 mai 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	3 h. 39 m.	3,49	3,50	3,51	3,52
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,1	7,2	6,85	6,25	7,15
		Moyenne : 7,62			

$\theta = 20^\circ$. Helix A (suite). Marche horiz. normale. 4 mai 1910.

Durée de séjour :	4 h. 06 m.	4,15	4,19	4,20
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,45	4,5	5,9	5,8
		Moyenne : 5,90		

Ondes d'activité momentanée.



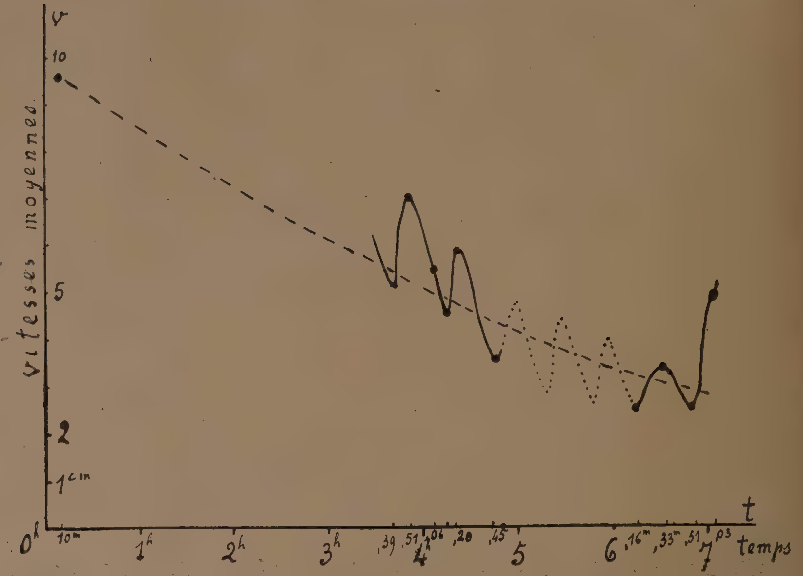
Tempér. : θ = 20°. *Helix aspersa A*. 4 mai 1910.
Fig. *A* : Après 0 h. 10 m. de séjour : θ = 20°.
Fig. *B* : Après 4 h. 45 m. de séjour : θ = 19°5.

Fig. 100 et 101.

θ = 19°8. Helix A (suite). Marche horiz. normale. 4 mai 1910.

Durée de séjour :	4 h. 44 m.	4,45	4,46	6,15	6,16	6,17	6,18
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,7	4,0	3,7	1,35	2,2	3,35	3,1

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 20°. *Helix aspersa A.* 4 mai 1910. Marche horizontale normale.

Fig. 102.

θ = *19°5. Helix A (suite). Marche horiz. normale. 4 mai 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 31 m.	6,32	6,33	6,34
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,4 (1)	4,4 (2)	2,45 (3)	3,4

Durée de séjour :	6 h. 52 m.	6,53
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,9	2,1

(1) Par proportion sur une demi-minute, puis arrêt brusque la seconde demi minute.
(2) Trajectoire sinueuse.
(3) Changement de direction.

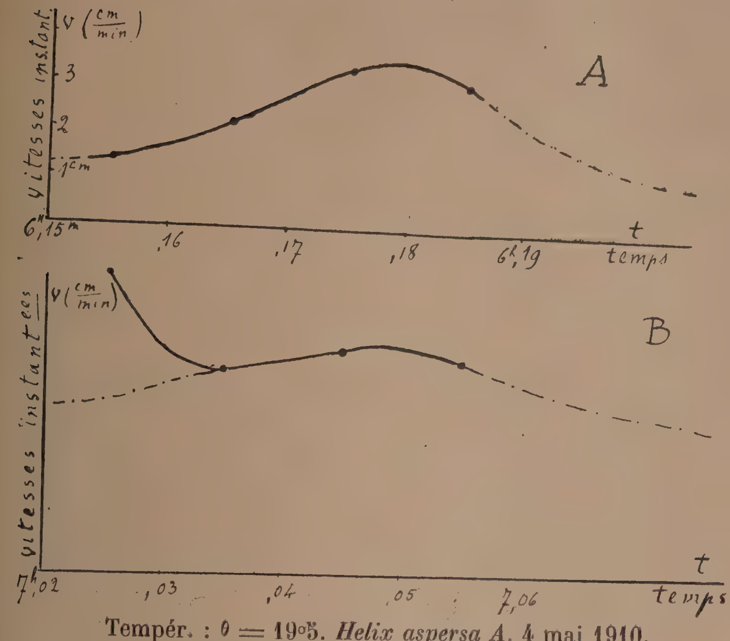
θ = *19°5. Helix A (suite). Marche horiz. normale. 4 maï 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 51	6,52	7 h. 02 m.	7,03	7,04	7,05
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,9	2,1	6,3	4,3 (1)	4,7	4,5

(1) Trajectoire sinueuse.

Remarque. — De 4 h. 15 m. à 5 h. 30 m., *A*, retiré dans sa coquille, est demeuré inerte.

Courbes d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 19°5. *Helix aspersa A*. 4 mai 1910.
A : Après 6 h. 15 m. de séjour.
B : Après 7 h. 02 m. de séjour.
Fig. 103.

TEMPÉRATURE 23°-23°5

6 mai 1910. Deux *Helix aspersa*, *A* et *B*, sont mis à 11 h. 44 m. dans le cristallisoir-calorimètre. Température 23°2. Lumière moyenne. Flaques d'eau sur le disque inférieur.

Ils se mettent aussitôt l'un et l'autre à ramper.

I. — HELIX *A*

1° Marche horizontale normale

θ = 23°2. Hélix A. 6 mai 1910. Marche horiz. norm. Lum. du jour.

Durée de séjour :	0 h. 01 1/2 m.	0,02 1/2	0,03 1/2
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,2	5,65	6,3

$\theta = 23^o$. *Helix A. 6 mai 1910. Marche horiz. norm. Lum. du jour.*

Durée de séjour :	3 h. 20 m.	3,21
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,0	0,7

Durée de séjour :	3 h. 46 m.	3,47	3,48	3,49	3,50	3,51
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	1,5	(1)	2,0	3,0	2,35	1,15

(1) Tourne l'avant du corps à gauche, en lui faisant décrire une demi-circonférence.

$\theta = 23^o$. *Helix A (suite). Marche horiz. normale. 6 mai 1910.*

Durée de séjour :	3 h. 53 m.	3,54	4,41	4,42
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	4,0	5,4	4,55	4,5
	Moyenne : 4,70		Moyenne : 4,52	

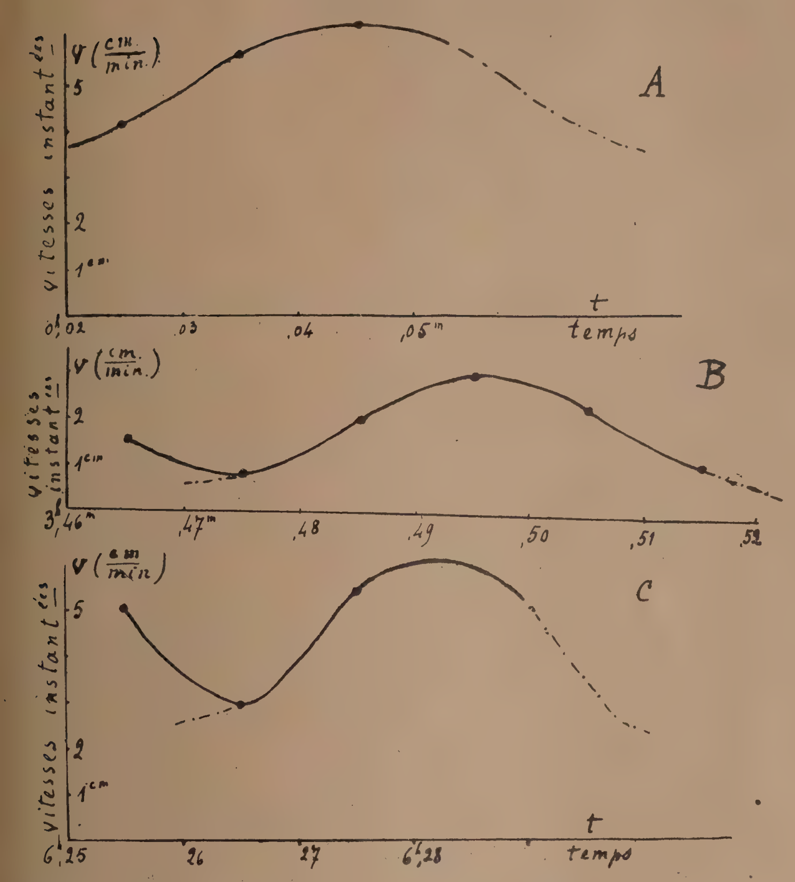
A 3 h. 40 m. (3 h. 56 m. de séjour) l'activité motrice de *A* (ainsi que celle de *B*) est très affaiblie. A 4 h. 20 m. (4 h. 36 m. de séjour) *A* et *B* sont depuis longtemps immobiles au moment où je les humecte. *A* se met bientôt en marche et tourne de 180°, c'est-à-dire s'oriente face à la lumière. Puis il continue à ramper en ligne droite (voir les mesures ci-dessus : 4 h. 41 m.).

5 h. 25 m. (5 h. 41 m. de séjour). $\theta = 23^o5$. *A* est immobile, fixé en haut de la paroi verticale du cristallisoir.

A 6 heures du soir *A* et *B* sont inertes tous les deux, au milieu du disque inférieur.

A 6 h. 01 m. (6 h. 17 m. de séjour), je remets de l'eau sur le disque et j'humecte les animaux.

Ondes d'activité momentanée.



Tempér. : θ = 23°. *Helix aspersa A.* 6 mai 1910. Marche horizontale normale.

A : après 0 h. 02 m. de séjour ; B : après 3 h. 46 m. ; C : après 6 h. 25 m.

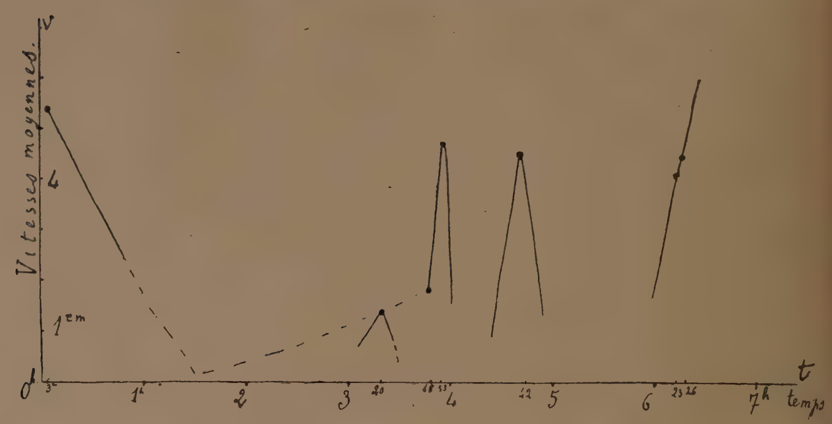
Fig. 104.

Je déplace les animaux à 6 h. 05 m. *A*, tiré de sa torpeur, rampe, une minute après, avec une vitesse de 4 cm. 1 par minute (tableau ci-après).

θ = *23°3. Helix A (suite). Marche horiz. normale. 6 mai 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 23 m.	6,25	6,26	6,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	4,1	5,05	2,9	5,40

Courbe de variation de la vitesse moyenne avec le temps.



Tempér. : $\theta = 23°$ *Helix aspersa A*. 6 mai 1910. Marche horiz. norm.

Fig. 105.

2° *Marche verticale*

Après 3 h. 55 m. de séjour à 23°, *A* met 1 m. 17 s. pour monter verticalement de 8 cm. 5 ; soit 6 cm. 62 par minute.

Après 4 h. 44 m. de séjour il met 2 minutes pour gravir 7 cm. 5, soit 3 cm. 75 par minute.

II. — HELIX *B*

1° *Marche horizontale normale*

Après 7 minutes de séjour : vitesse 10 cm. en une minute.

A 2 heures de l'après-midi (2 h. 16 m. de séjour) je trouve *B* immobile, collé à la paroi supérieure de la paroi du cristallisoir. Je le replace sur le disque inférieur horizontal.

A 2 h. 32 m. (2 h. 48 m. de séjour) *B* ne bouge pas. Il a la tête un peu sortie, les cornes demi-tendues.

A 2 h. 36 m. (2 h. 52 m. de séjour) *B* se met à ramper ; durant les trois minutes suivantes il parcourt :

2 cm. 25 pendant les deux premières, soit une moyenne de 1 cm. 12 par minute, et 1 cm. pendant la troisième. Moyenne 1 cm. 08.

Puis il s'arrête et rentre immédiatement dans sa coquille. Il reste ainsi 25 minutes, jusqu'à ce que je le dérange.

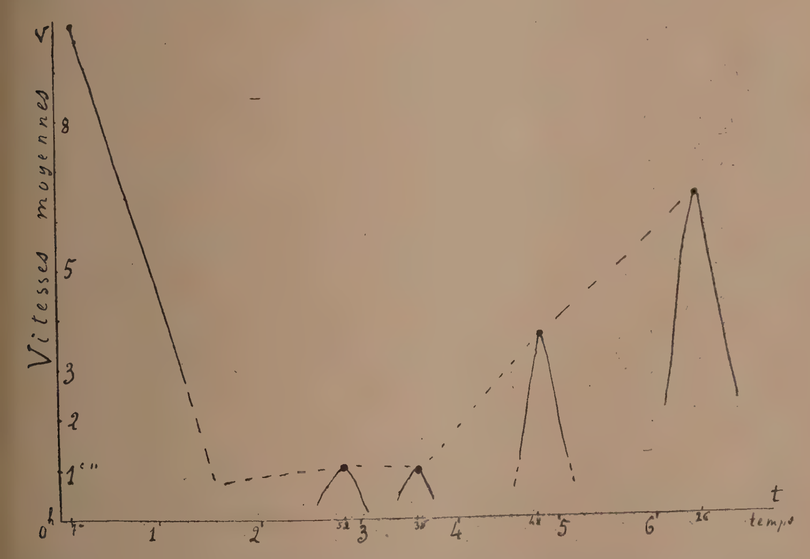
3 h. 17 m. (3 h. 33 m. de séjour) : sensibilité de *B* très fine. Le seul fait d'approcher la main lui fait faire un léger mouvement de rétraction.

Durant le reste de la journée on observe des alternatives d'activité motrice et d'inertie.

θ = 22°5 à 23°4. Helix B (suite). Marche horiz. normale. 6 mai 1910.

Durée de séjour :	3 h. 35 m.	3,36	3,37	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,5	0,8	*(1)	
Durée de séjour :	4 h. 47 m.	4,48	4,49	4,50
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,1	3,6	3,85	4,3

(1) Puis rentre la tête dans sa coquille; immobile. De 3 h. 30 m. à 4 h. 24 m., *B* demeure immobile ou fait à de rares instants un léger et lent mouvement de la tête de courte durée. A 4 h. 24 m. j'humecte *B*.



Tempér. ; θ = 23°. *Helix aspersa B.* 6 mai 1910. Marche horizontale normale.

Fig. 106.

A 5 h. 25 m. (5 h. 41 m. de séjour) *B* est de nouveau inerte. Il en est de même à 6 heures (6 h. 16 m. de séjour). A cet instant le corps est à demi-sorti, les cornes complètement rétractées.

A 6 h. 01 m. je mets de l'eau sur le disque et j'humecte les animaux. Une minute plus tard *A* et *B* étirent lentement leurs cornes. A 6 h. 03 m. *B* ne rampe toujours pas. Je le déplace. Je prends une mesure de sa vitesse de reptation quelques minutes plus tard (à 6 h. 10 m.).

$\theta = 23°3$. *Helix B* (*suite*). *Marche horiz. normale. 6 mai 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 26 m.	6,27
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,5	7,5 (1)

(1) Par proportion sur trois quarts de minute.

2° *Marche verticale*

Après 0 h. 08 m. de séjour à 23° *B* met 1 m. 6 s. pour gravir 9 cm., soit 8 cm. 18 par minute.

Après 3 h. 21 m. de séjour à 23° *B* met 3 m. 7 s. pour gravir 6 cm. 6, soit 1 cm. 8 par minute.

3° *Marche horizontale renversée*

Après 0 h. 12 m. de séjour dans le calorimètre : 4 cm. 7 en une minute.

TEMPÉRATURE 25°-26°

HELIX ASPERSA *A*

Mis le 15 avril 1910, à 3 h. 12 m. dans le cristallisoir-calorimètre à la température de 25°5. Lumière moyenne. Flaques d'eau répandues sur le disque inférieur où il se meut. Aussitôt *A* se met à ramper.

3 h. 14 m. (2 minutes de séjour) *A* soulève l'avant du corps,

tourne quelques instants la tête à droite et à gauche, puis se remet à ramper. Deux minutes plus tard, il a grimpé avec agilité à la paroi verticale et vient d'arriver contre le disque supérieur.

1° *Marche horizontale normale*

θ = 25°-25°3. Helix A. 15 avril 1910. Lumière du jour.

	25°,3	25°		
Durée de séjour :	0 h. 16 m.	1 h. 19 m.	1,20	1,21
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	12,7	6,7	5,6 (1)	6,3
		Moyenne : 6,2		

(1) Lève la tête.

Puis *A* grimpe à la paroi verticale, rampe, en position renversée, contre la face inférieur du disque supérieur (voir les mesures prises plus loin) et s'arrête à 4 h. 38 m. (1 h. 26 m. de séjour). Il reste immobile ensuite jusqu'au moment où je le détache, à 5 h. 10 m.

θ = 25° à 25°7. Helix A (suite). Marche horiz. normale. 15 avril 1910.

	θ : 25°		θ : 25°7		
Durée de séjour :	2 h. 04	2,05	2,34	2,36	2,37
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	11,8	5,5(1)	11,4	11,65(2)	12,5(3)

(1) Par proportion sur une demi-minute ; puis lève l'avant du corps et tourne la tête à droite et à gauche.
(2) Porte plusieurs fois la tête, dressée, de côté et d'autre.
(3) Par proportion sur une demi-minute.

2° *Marche verticale*

A 25°, *A* met :

Après 0 h. 18 m. 1 min. pour gravir 9 cm. ; soit 9 cm. par minute.

Après 1 h 22 m. 0,58 min. pour gravir 9 cm. ; soit 9,3 par minute.

Après 2 h. 18 m. 0,50 min. pour gravir 9 cm. ; soit 10,5 par minute.

Après 2 h. 38 m. 0,53 min. pour gravir 9 cm. ; soit 10,0 par minute.

3° Marche horizontale renversée

$\theta = 26°$ *et* $25°$. *Helix A. Marche horiz. renversée. 15 avril 1910.*

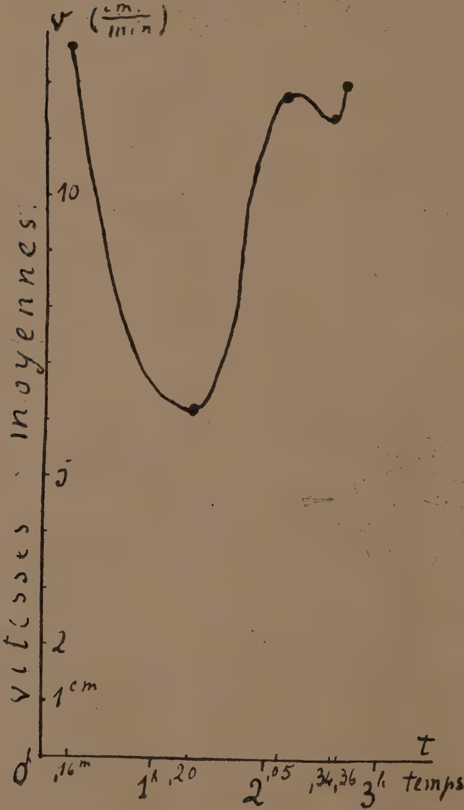
	θ : 26°				θ : 25°	
Durée de séjour :	0 h. 6 m.	0,7	0,19	0,20	1,24	1,25
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,15	5,9	5,3	5,7	4,8	3,4

$\theta = 25°$. *Helix A (suite). Marche horiz. renversée. 15 avril 1910.*

	θ : 25°			θ : 26°		
Durée de séjour :	2 h. 6 m.	2,7	2,8	2,40	2,41	2,42
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,7	5,65 [1]	4,85	2,6	1,85	2,5 [2]

[1] Jette la tête à droite, puis à gauche.
[2] Rétraction et demi-tour à gauche.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



$\theta = 25°5$. *Helix aspersa A*. 15 avril 1910. Marche horizontale normale.

Fig. 107.

4° Remarques sur les variations d'activité de A.

A présente, comme tous les animaux étudiés, des variations d'activité au cours du temps passé dans le calorimètre.

Pendant les phases d'activité il est très agile, et montre la même agilité après 2 h. 30 m. qu'au commencement.

Entre 1 h. 26 m. et 1 h. 58 m. de séjour, il reste immobile, fixé, en position renversée au disque supérieur, où il s'est hissé.

A 5 h. 40 m. (2 h. 28 m. de séjour), mis sur le dos, il met 5 secondes pour se relever ; une autre fois 10 secondes.

TEMPÉRATURE 27°-28°

Le 13 mai 1910, les deux *Helix aspersa A* et *B* sont mis à *midi* dans le cristallisoir-calorimètre à la température de 27°.

Flaques d'eau sur le disque inférieur. Lumière moyenne.

A 2 heures la température est 27°5. Je trouve *A* et *B* immobiles, rentrés dans leur coquille, collés l'un au disque supérieur, l'autre en haut de la paroi verticale du cristallisoir. Je les détache et les place sur le disque inférieur.

I. — HELIX *A*

A, pendant tout le cours de l'après-midi manifeste une faible activité.

1° Marche horizontale normale

$\theta = 27°5$. *Helix A. 13 mai 1910. M. horiz. norm. Lum. moyenne.*

Durée de séjour :	2 h. 10 m.	2,11	2,12
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	6,1	4,4 (1)	3,6 (2)
	Moyenne : 4,7		

Durée de séjour :	2 h. 15 m.	2,16	2,17	2,18
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	5,4 (3)	4,3 (4)	3,9	2,8
		Moyenne : 4,1		

(1) Lève la tête et tourne de 135° à gauche.
(2) Lève la tête et la tourne à droite et à gauche.
(3) Tourne à gauche.
(4) Jette la tête à droite et à gauche.

Au bout de 3 h. 10 m. de séjour, *A* parcourt 0 cm. 85 en une demi-minute (soit une vitesse de 1 cm. 7 à la minute) puis demeure immobile, recroquevillé.

Après 3 h. 15 m. il est presque entièrement retiré dans sa coquille : les grands tentacules sont seulement un peu sortis.

Entre 3 h. 15 m. et 3 h. 25 m. très faible déplacement.

A 3 h. 25 m. il est de nouveau immobile dans le même état. Aucun changement à 3 h. 32 m., 3 h. 38 m. : le corps sorti, les cornes rétractées.

Il est toujours dans le même état de *torpeur* à 4 heures ; la lumière est très bonne ; le soleil luit. Il n'a jamais manqué de flaques d'eau sur le disque inférieur, et j'en aperçois encore plusieurs en ce moment. Le pied de *A* a baigné dedans.

Après 4 h. 07 m. je remets encore de l'eau sur le disque et j'humecte *A* : il reste inerte. Il en est de même jusqu'à 5 h. 12 m.

A 5 h. 12 m. : je mets *A* sur le dos. Il est entièrement relevé au bout d'*une* minute.

$\theta = 27°$ *et* $28°$. *Helix A. M. horiz. norm. 13 mai 1910. Lum. jour.*

	θ : 27°			θ : 28°				
Durée de séjour :	5 h. 44 m.	5,45		5,57	5,58	5,59	6,0	
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,6	1,2	*(1)	2,0	2,25	1,55		*(2)
	Moyenne : 1,9			Moyenne : 1,93				

	θ° : 27°		
Durée de séjour :	6 h. 18 m.	6,19	6,20
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,7	2,9	4,0
	Moyenne : 3,2		

(1) Puis arrêt : torpeur prolongée jusqu'au moment où on l'en tire.
(2) Arrêt.

Le lendemain matin, 14 mai, je retrouve *A*, qui a passé la nuit à 28°, dans une atmosphère saturée de vapeur d'eau (coupe remplie d'eau), collé au disque *inférieur*, inerte, rentré dans sa coquille. A 10 h. 55 m. je répands encore des gouttes d'eau sur le disque-arène et je *détache A* (10 h. 59 m.). Une minute et demie plus tard *A* commence à sortir ses cornes de sa coquille.

11 h. 07 m. Je déplace de nouveau *A*. Il se met à ramper à 11 h. 08 m.

$\theta = 27^{\circ}5$ *à* 28°. *Helix A. M. horiz. norm. 11 mai 1910. Jour.*

	θ : 27°5			
Durée de séjour :	23 h. 08 m.	23,09	23,10	23,11
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	1,4	1,4	* (1)	* (2)

	θ : 28°				
Durée de séjour :	23 h. 37 m.	23,38	23,39	23,40	23,41
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	2,05 (3)	2,9	2,65 (4)	2,6	1,6

(1) Tourne la tête et pose le mufle contre l'ombilic de sa coquille.
(2) A ôté la tête de l'ombilic de la coquille, puis tourne, en sens inverse, de 180°.
(3) Mise en marche trois minutes après avoir été humecté et détaché de la paroi verticale du cristallisoir contre laquelle il s'était collé.
(4) Trajectoire en zig-zags, qui se recoupe.

$\theta = 28^{\circ}$. *Helix A. Marche horiz. norm. 11 mai 1910. Lum. jour.*

Durée de séjour :	23 h. 51 m.	23,52	23,53	23,54
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,0	1,25	3,0 (1)	6,3 (?) (2)

(1) Rétraction et immobilité pendant une demi-minute.
(2) Tourne de 180°.

2° *Marche verticale*

Après 6 h. 23 m. de séjour à 27°-28° *A* met 1 min. 35 sec. pour gravir 8 cm. 4 ; soit 5 cm. 3 par minute.

Après 23 h. 25 m. de séjour à 27°-28° *A* met 1 min. 52 sec. pour gravir 3 cm. ; soit 1 cm. 6 par minute.

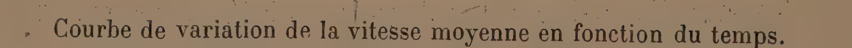
3° *Marche horizontale renversée*

$\theta = 27^{\circ}8$. *Helix A. Marche horizontale renversée. 13 mai 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 30 m.	6,31	6,32
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	3,5	5,2 (1)	3,6 (2)

(1) Jette la tête à droite, puis à gauche et décrit une trajectoire arquée.
(2) Par proportion sur 3/4 de minute.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : θ = 27°-28°. *Helix aspersa* A. 13 et 14 mai 1910. Marche horizontale normale.

Fig. 108.

4° *Autres épreuves de l'activité motrice*

Après 5 h. 12 m. de séjour à 27°-28°, *A* mis sur le dos se relève en 1 minute.

Après 5 h. 55 m. de séjour à 27°-28°, *A* mis sur le côté se remet sur pied lentement et sans énergie en 1 min. 15 sec.

La sensibilité est trouvée bonne après 5 h. 44 m. de séjour.

HELIX *B*

Mis le 13 mai 1910, à midi. Activité bien plus forte que *A*.

1° *Marche horizontale normale*

Tempér. : θ = 28°2. Helix B. Marche horizontale normale. 13 mai 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	2 h. 44 m.	2 h. 47 m.
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	7,9 (1)	10,3 (2)
	Moyenne : 9,1	

Durée de séjour :	3 h. 10 m.	3,11	3,12	3,13
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$	5,4 (?) (3)	7,55	9,4	11,0 (4)
		Moyenne : 8,3		

(1) Puis lève la tête à la fin.
(2) Par proportion sur une demi-minute ; puis lève la tête.
(3) Rencontre la cloison et tourne de 135° à gauche dans la première demi-minute ; 4 cm. dans la seconde demi-minute.
(4) Par proportion sur une demi-minute.

θ = 28°. Helix B. Marche horiz. normale (suite). 13 mai 1901.

Durée de séjour :	3 h. 32 m.	3,40	3,41	3,42	3,43
Distance parcourue $\frac{\text{cm}}{\text{min.}}$:	8,3	3,85 (1)	6,55	8,8	8,4
			Moyenne : 6,9		

(1) Dresse la tête et la tourne.
(2) Lève la tête et tourne de 180°.

A 3 h. 56 m. (même temps de séjour), *B* est depuis 10 minutes déjà immobile, à demi-recroquevillé, les cornes demi-

étirées, le pied et la tête sortis de la coquille. Il est dans un état somnoïdal.

A 4 heures, il est toujours dans le même état. La lumière cependant est bonne et éclaire le disque où il repose. Celui-ci porte encore des flaques d'eau, que j'ai constamment entretenues. Les Escargots ont rampé maintes fois dans ces flaques et sont bien hydratés. Je remets encore de l'eau à 4 h. 07 m. *B* ne bouge toujours pas.

4 h. 40 m. *B* est toujours dans le même état de torpeur : une corne est rétractée, l'autre inclinée vers le bas.

5 h. 07 m. Je romps l'état de torpeur de *B* en le mettant sur le dos (voir plus loin le temps employé par lui pour se relever).

$\theta = 27°$. *Helix B. Marche horiz. norm. 13 mai 1910. Jour.*

	θ : 27°				
Durée de séjour :	5 h. 25	5,26	5,27	5,28	5,29
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$	5,3 (1)	5,5	2,95 (2)	2,5 (3)	3,0 (4)
			Moyenne : 3,85		

	θ : 28°		
Durée de séjour :	5 h. 57 m.	5,58	5,59
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	5,2	2,2	0,6 (5)
		Moyenne : 2,7	
		Moyenne générale : 4,2	

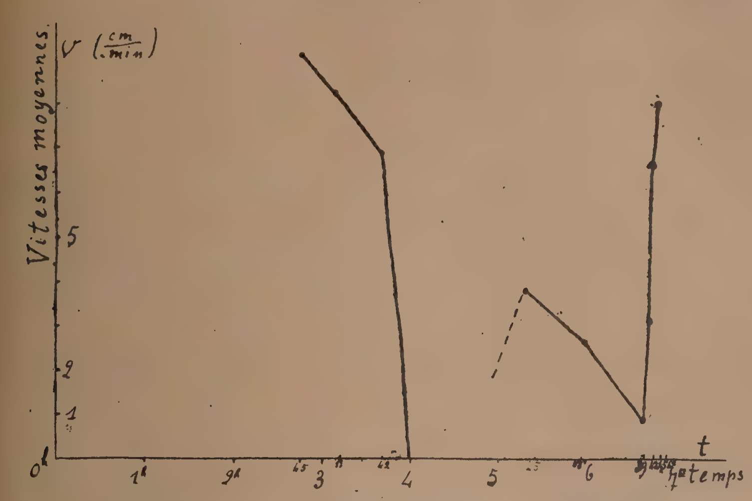
(1) Lève la tête.
(2) Lève la tête et la balance lentement.
(3) Vers le milieu de cette période, lève la tête, la dresse verticalement et reste ainsi immobile un instant.
(4) Lève la tête, s'arrête et place la bouche contre l'ombilic de la coquille.
(5) Rétraction, arrêt et sommeil.

$\theta = 27°$. *Helix B (suite). Marche horiz. normale. 13 mai 1910.*

Durée de séjour :	6 h. 39 m.	6,40	6,42	6,43	6,44	6,45	6,47
Dist. parcour. $\frac{cm.}{min.}$:	0,9	0,8 (1)	2,95	3,4 (2)	6,8 (3)	6,55	8,05
	Moyenne : 0,85		Moy. : 3,17		Moy. : 6,67		

(1) Par proportion sur une demi-minute, puis arrêt.
(2) Tourne la tête en arrière vers la coquille, puis la ramène en avant.
(3) Par proportion. Accroissement brusque de l'activité de *B* à ce moment.

Courbe de variation de la vitesse moyenne en fonction du temps.



Tempér. : $\theta = 27^{\circ}5$. *Helix aspersa B.* 13 mai 1910.
Marche horizontale normale.

Fig. 109.

Le lendemain matin, 14 mai, après avoir passé toute la nuit à 28°, je retrouve *B* sur le disque inférieur, rentré dans sa coquille. Les flaques d'eau du disque sont évaporées, mais une large cupule remplie d'eau a maintenu saturée l'atmosphère du calorimètre.

Après avoir répandu de l'eau sur le disque, *je détache* les Escargots (10 h. 59 m. matin : 23 heures de séjour) du disque où ils sont collés.

Une minute plus tard, *B* sort son pied, sa tête et ses cornes. Il tourne la tête de côté et d'autre.

A 11 h. 02 m. (3 minutes après avoir été détaché), il commence à ramper très lentement. Je mouille encore le disque.

A 11 h. 08 m. : il tourne encore la tête à droite et à gauche sans avancer.

Le corps est presque entièrement rentré dans la coquille.

$\theta = 27°5$. *Helix B (suite). Marche horiz. normale. 14 mai 1910.*

Durée de séjour :	23 h. 08 m.	23,09	23,10	23,29	23,38
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	* (1)	1,8 (2)	1,7 (3)	* (4)	* (5)
		Moyenne : 1,75		Moy. : 0,0	

Durée de séjour :	23 h. 50 m.	23,51	23,52	23,53	23,54
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	2,5	3,1 (6)	3,7 (7)	3,8	9,4
			Moyenne : 4,5		

(1) *B* tourne de 180° sur place.
(2) Lève la tête.
(3) Par proportion sur une demi-minute, puis arrêt pendant lequel B place la tête contre l'ombilic de la coquille et demeure ainsi.
(4) *B* est rentré dans sa coquille.
(5) Bien qu'humecté à nouveau 4 minutes auparavant *B* n'a toujours pas bougé.
(6) Tourne de 90° à droite.
(7) Lève la tête et tourne de 90° à gauche.

2° *Marche verticale*

Après 3 h. 13 m. de séjour à 27°-28° *B* met 0 min. 32 sec. pour gravir verticalement 8 cm. 5 ; soit 16 cm. par minute.

Après 3 h. 33 m. de séjour à 27°-28° *B* met 0 min. 38 sec. pour gravir verticalement 8 cm. 5 ; soit 13 cm. 4 par minute.

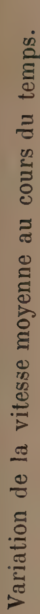
Après 5 h. 42 m. de séjour à 27°-28° *B* met 1 minute pour gravir verticalement 8 cm. 5 ; soit 8 cm. 5 par minute.

3° *Marche horizontale renversée*

$\theta = 27°5$. *Helix B. Marche horizontale renversée. 13 mai 1910.*

Durée de séjour :	3 h. 33 m.	3,34	5,47	5,48
Distance parcourue $\frac{cm.}{min.}$:	4,45	3,55	2,15	* (1)

(1) Puis rétraction, arrêt et torpeur.



Variation de la vitesse moyenne au cours du temps.

Tempér. : θ = 27°-28°. ***Helix aspersa B.*** 13 et 14 mai 1910

Fig. 110.

4° Autres indications sur l'activité de B

B, mis sur le dos à 3 h. 44 m (même temps de séjour), tourne d'abord la tête en tous sens, et est entièrement relevé au bout de 0 min. 55 sec.

Au bout de 5 h. 07 m. de séjour : même expérience. *B* tourne encore la tête en tous sens; il ne cherche pas vers le bas, et ce n'est qu'après 4 min. 40 sec. qu'il trouve enfin le *moyen* de se remettre sur pied.

TEMPÉRATURE : 36°

Les animaux présentent une suractivité au début, puis, au bout de 3 heures environ, ils tombent dans un état de prostration qui s'accentue avec le temps. Ils meurent au bout de 30 heures environ.

Expérience

Deux *Helix aspersa*, *A* et *B*, sont mis, le 30 mai 1910, à 11 h. 46 m. du matin, dans le cristallisoir-calorimètre à 35°5. Lumière très bonne. Flaques d'eau sur le disque.

Une demi-minute plus tard (11 h. 46 m. 30 s.), *B* change de direction; il se tourne *vers la lumière* et lève complètement la tête : tout l'*avant du corps est dressé verticalement et semble chercher de tous côtés*, en haut. *A*, après avoir rampé quelques secondes, *fait de même*.

11 h. 48 m. (2 minutes de séjour), *A* se remet à ramper ; il a tourné de 180° par rapport à son orientation primitive. Il progresse à présent, face à la lumière. *B*, l'avant du corps toujours dressé, balance encore la tête vers le ciel.

11 h. 49 m. 15 s. *A* dresse de nouveau la tête.

11 h. 50 m. *A* et *B* grimpent tous les deux à la paroi verticale. Ils sont *très agiles*.

Remis sur le disque horizontal inférieur et orientés à l'opposé de la fenêtre, ils se retournent tous les deux et se mettent à ramper très rapidement.

Mesures

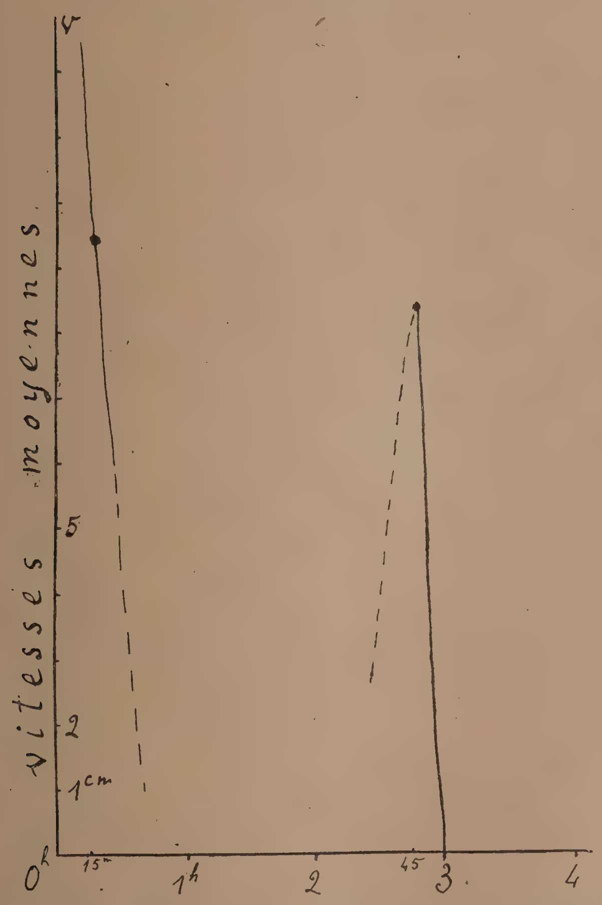
1. — HELIX *B*

Tempér. : θ = 36°. Helix B. Marche horizontale normale. 30 mai 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 05 m.	0,10	2,54	2,56	2,57
Distance parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	15,0	11,1 (¹)	4,95 (²)	4,85	5,2

(¹) Par proportion : 8,4 en trois quarts de minute.
(²) 3 cm. 7 en trois quarts de minute.

Variation de l'activité moyenne avec le temps.



Tempér. : θ = 36°. *Helix aspersa A.* Marche horiz. normale. 30 mai 1910.
Fig. 111.

II. — HELIX *A*

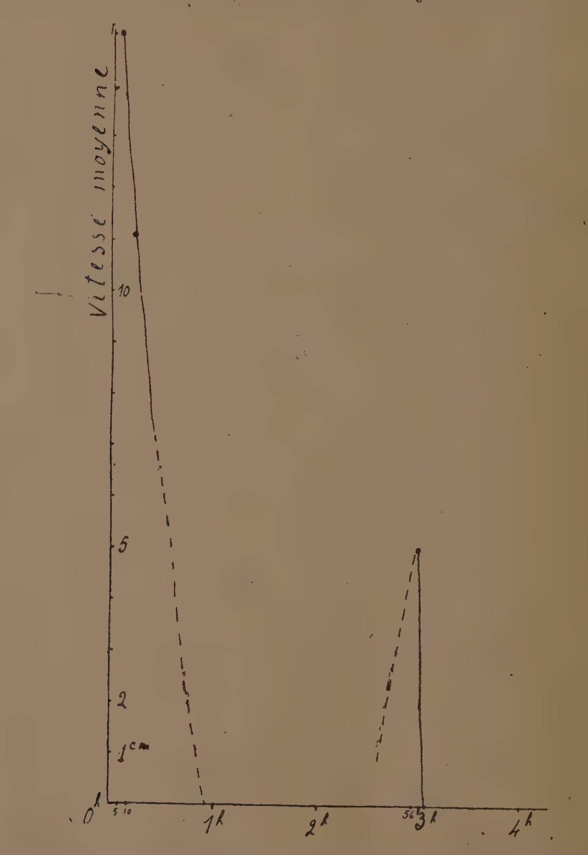
Tempér. : θ = 36°5. Helix A. Marche horizontale normale.
30 mai 1910. Lumière du jour.

Durée de séjour :	0 h. 14 m.	0,15	2,44	2,45	2,46	2,47
Dist. parcourue $\frac{\text{cm.}}{\text{min.}}$:	8,6	10,2	6,65	7,1	9,0	11,0 (¹)

(¹) Par proportion sur une demi-minute.

A midi 07 m. (0 h. 21 m. de séjour) *A* et *B* sont encore très agiles. Après 2 h. 36 m. de séjour *A* et *B* ont le corps très

Courbe de variation de la vitesse moyenne avec le temps.



Tempér. : θ = 36°. *Helix aspersa B.* Marche horiz. normale. 30 mai 1910.
Fig. 112.

allongé : *B* rampe, *A* ne rampe pas. Je remets de l'eau à 2 h. 27 m. (2 h. 41 m. de séjour) et je prends des mesures (voir plus haut).

Au bout de 3 heures de séjour environ, l'effet nocif de la chaleur a aboli toute l'activité motrice des deux Escargots. Voici les observations faites sur le comportement de ceux-ci, à partir de ce moment :

A 3 h. 05 m. (3 h. 19 m. de séjour), *B*, le corps sorti de la coquille et très étendu, les cornes (grands et petits tentacules) rentrés dans le corps, la tête recroquevillée, demeure inerte au milieu du disque inférieur, la sole pédieuse baignant dans l'eau.

A, présente la même attitude (corps très étendu, cornes rentrées), mais il est collé à la paroi verticale du cristallisoir, l'avant du corps détaché de celle-ci, et rejeté en arrière. Il fait encore quelques mouvements.

B, déplacé par moi à 3 h. 17 m. (3 h. 31 m. de séjour), sort lentement ses cornes (grands tentacules), recroqueville son corps et demeure ainsi immobile.

A, dans les mêmes circonstances, reste également immobile. Le corps est entièrement sorti de la coquille ; il rétracte bientôt les cornes et la tête.

Après 3 h. 48 m. de séjour, *B*, mis sur le dos, *ne peut plus se relever* : après 2 minutes il commence à étirer une corne ; après 20 minutes il gît toujours sur le côté sans tenter de se relever. C'est la première fois, dans le cours des expériences que j'observe le fait.

Une demi-heure plus tard (4 h. 15 m. de séjour), *A*, comme *B*, mis sur le côté, se montre incapable de se relever.

La sensibilité des deux animaux est encore bonne : quand on les touche avec la pointe mousse d'un crochet courbe, ils font un mouvement de rétraction.

En résumé : *il y a, à cette température de 36°, une grande incapacité motrice qui s'accentue avec le temps. Elle est déjà presque totale au bout de 3 heures environ.*

A 4 h. 12 m. (4 h. 26 m. de séjour) l'activité motrice demeure complètement abolie. Les animaux, même mis à baigner dans l'eau, ne rampent plus. Les réflexes de sensibilité persistent

encore : au contact de la pointe mousse du crochet il y a encore une réaction (quoique les animaux fussent déjà presque complètement contracté). Après l'excitation ils ne ressortent pas.

Le lendemain 31 mai, à 2 h. 23 m. de l'après-midi, je retrouve les deux *Helix*, qui ont passé la nuit et la matinée dans le thermosthat, dans l'état suivant :

2 h. 23 m. (26 h. 37 m. de séjour) : *A* est sur le côté, le corps sorti de la coquille, en demi-extension. Les quatre tentacules sont rétractés.

B est sur son pied, les cornes également rétractées.

Les deux animaux sont immobiles. Ils semblent morts.

A ne peut plus se tenir en équilibre sur son pied. Il est légèrement couché sur le flanc droit ; le bord gauche du pied ne porte pas sur le sol. A 2 h. 34 m. (26 h. 48 m. de séjour), il y a quelques mouvements spasmodiques de la tête : elle se contracte et se distend ; les cornes font de même. L'animal est en très mauvais état. Quelques minutes plus tard (2 h. 40 m.) on observe de très faibles mouvements rythmiques de la coquille qui se balance de droite à gauche.

B est entièrement retiré dans sa coquille. Pas de balancement. A 2 h. 41 m. (26 h. 55 m. de séjour), *B*, mis sur le dos ne fait pas le moindre mouvement pour se relever : il reste rétracté dans sa coquille.

Quelques minutes plus tard *A* et *B* ont encore quelques faibles spasmes. *A*, toujours couché sur le côté a le pied incurvé en gouttière longitudinale.

A 4 h. 40 m. (28 h. 54 m.) *A* et *B* sont inertes, mais ils vivent encore : retirés 2 ou 3 minutes ils font encore quelques mouments rythmiques réflexes d'extension et de rétraction de la tête et des cornes.

Le soir, à 8 h. 25 m. (32 h. 40 m. de séjour) *B* est mort.

Il est rétracté au fond de sa coquille. Le corps est dur.

Retiré à ce moment, il était le lendemain en état de putréfaction commençante.

A est sur le point de mourir.

A 36° les *Helix aspersa* finissent donc par mourir au bout de 33 heures environ.

RÉSUMÉ SYNTHÉTIQUE DES OBSERVATIONS FAITES SUR HELIX ASPERSA

Si l'on synthétise les résultats qui ressortent des études précédentes, on arrive aux conclusions que voici :

I. — Il existe *normalement* des phases alternantes d'activité et d'engourdissement, dues à une oscillation physiologique interne.

II. — Si l'on considère une période d'*activité momentanée* déclenchée par l'excitation de transport, on observe les faits suivants :

1° L'activité motrice est plus ou moins forte, suivant que l'on tombe sur une période d'activité physiologique spontanée, ou, au contraire, sur une période physiologique d'engourdissement.

2° La grandeur de l'*activité momentanée* croît avec la température.

3° Jusqu'à la température de 25°, la *courbe d'activité momentanée* est une courbe en bicorne, plus ou moins aplatie. Celle-ci est précédée parfois d'une branche descendante, correspondant à l'excitation initiale de transport. Cette réaction s'éteint rapidement.

4° A partir de 25° et au-dessus, les courbes d'activité momentanée ont des formes de toute sorte : elles sont plongeantes, montantes, horizontales, irrégulièrement sinueuses, ou présentent de brusques ressauts.

III. — La valeur de la *vitesse moyenne* de reptation varie en fonction du temps. Si l'on prend le *temps* pour abscisse et ses *vitesses moyennes* pour ordonnées :

1° Jusqu'à la température de 20°, les *vitesses moyennes* sont distribuées sur une courbe onduleuse qui flotte en quelque sorte autour d'une autre courbe à décroissance régulière, à concavité tournée vers le haut et qui est approximativement la courbe théorique $v = h.e^{-kt}$ (fig. 113).

On peut appeler la courbe onduleuse : *courbe* VRAIE *des vitesses moyennes* et la courbe concave : *courbe* théorique ou

courbe fictive des vitesses moyennes. Mais pour plus de brièveté on appellera la première de préférence : *courbe onduleuse* ou *courbe vraie*, et la seconde : *courbe théorique*.

L'amplitude des oscillations de la courbe onduleuse autour

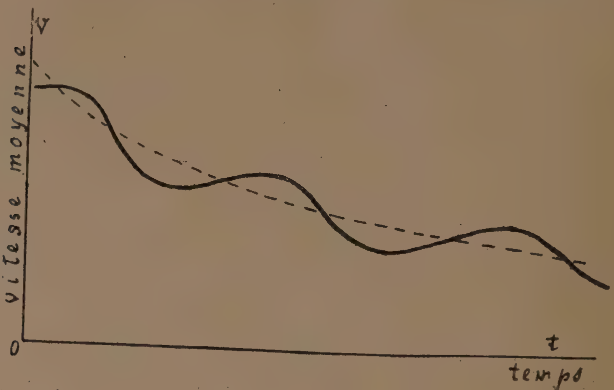


Fig. 113.

de la courbe théorique est d'autant plus faible que la température est plus basse.

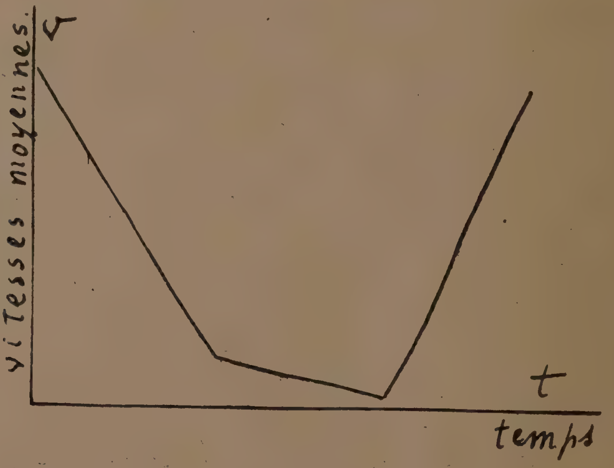


Fig. 114.

2° A partir de 23°, et au-dessus, l'allure du phénomène est tout à fait changée.

La courbe des vitesses moyennes subit un fléchissement très accentué, suivi, plus tard, d'un brusque relèvement (fig. 114). Ceci paraît bien indiquer qu'une substance nouvelle ou un

phénomène nouveau est entré en scène subitement vers 20°.

L'activité de l'animal commence par faiblir quelque temps sous l'action de la chaleur. L'animal tombe même et demeure plus ou moins longtemps dans un état de torpeur. Pendant ce temps la nouvelle substance s'élabore peu à peu, ou bien la modification physique donnant lieu au nouveau phénomène se réalise (Ce peut être, dans le premier cas, une anticoaguline qui se forme).

Puis, le nouveau facteur intervient et l'activité locomotrice remonte brusquement.

Le même phénomène peut se reproduire plusieurs fois au cours d'une expérience.

Aux très hautes températures (34°-36°), l'activité locomotrice, après une variation du type qui vient d'être décrit, tombe brusquement à zéro pour ne plus se relever.

3° A 20°, température de passage entre les deux zones thermiques, on reconnaît encore pendant les premières heures l'allure régulièrement décroissante de la *courbe fictive*, autour de laquelle la *courbe onduleuse* effectue des oscillations brusques et sèches ; puis soudainement, la courbe vraie rejaillit, comme dans les courbes du second type. L'activité vient de sauter du mode de comportement du premier genre (basses températures) au mode de comportement du second genre (températures élevées) (fig. 115).

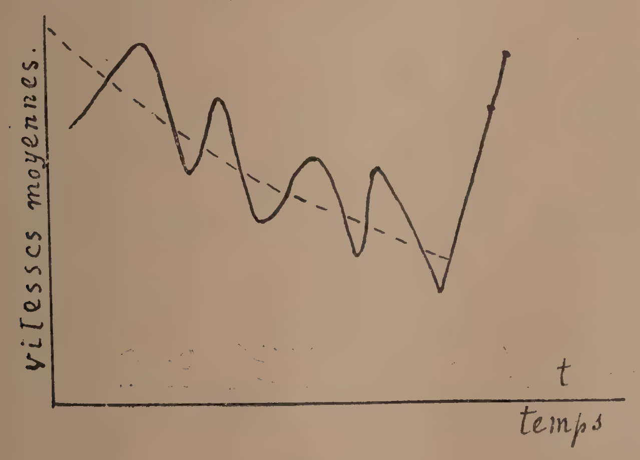


Fig. 115.

TABLEAU DES VITESSES MOYENNES DE REPTATION D'HELIX ASPERSA *B*, AU BOUT DE 4 HEURES ENVIRON DE SÉJOUR DANS LE CALORIMÈTRE, A DIVERSES TEMPÉRATURES.

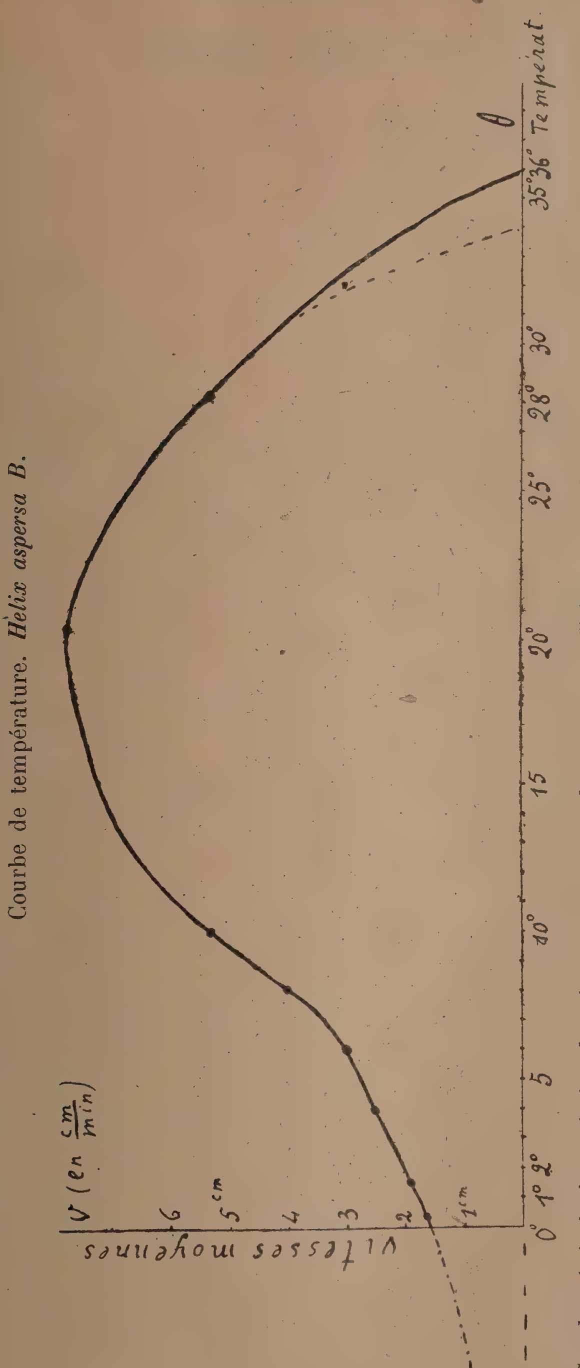
Température (C.)	*Vitesse moyenne au bout de 4 heures environ*	
—	—	
0°5	$\frac{1}{2}(2,2 + 1,14)$	= 1,67
1°5		1,91
4°	$\frac{1}{3}(2,60 + 2,30 + 2,74)$	= 2,55
6°		3,0
8°	$\frac{1}{2}(5,35 + 2,6)$	= 4
10°		5,3
20°	$\frac{1}{2}(7,70 + 7,73)$	= 7,71
28°	$\frac{1}{2}(6,9 + 3,85)$	= 5,37
36° (1)		0

(1) La vitesse est nulle au bout de 4 heures à 36°; mais il est possible qu'elle soit nulle au bout de ce temps à des températures plus basses, par exemple à 34°.

TABLEAU DES VITESSES MOYENNES D'HELIX ASPERSA *A*, A DIVERSES TEMPÉRATURES, AU BOUT DE 4 HEURES ENVIRON DE SÉJOUR DANS LE THERMOSTAT.

Température (C.)	*Vitesse moyenne après 4 heures environ*	
—	—	
0°5	$\frac{1}{2}(1,51 + 1,22)$	= 1,36
4°	$\frac{1}{2}(1,06 + 1,44)$	= 1,25 (?)
6°	$\frac{1}{3}(3,45 + 2,76 + 3,20)$	= 3,1
8°	$\frac{1}{4}(4,92 + 4,50 + 5,9 + 3,8)$	= 4,8
20°	$\frac{1}{3}(7,62 + 5,45 + 5,9)$	= 6,33
23°	$\frac{1}{2}(4,70 + 4,52)$	= 4,61
27°5	$\frac{1}{3}(4,1 + 1,7 + 1,9)$	= 2,6
avant 36°		0

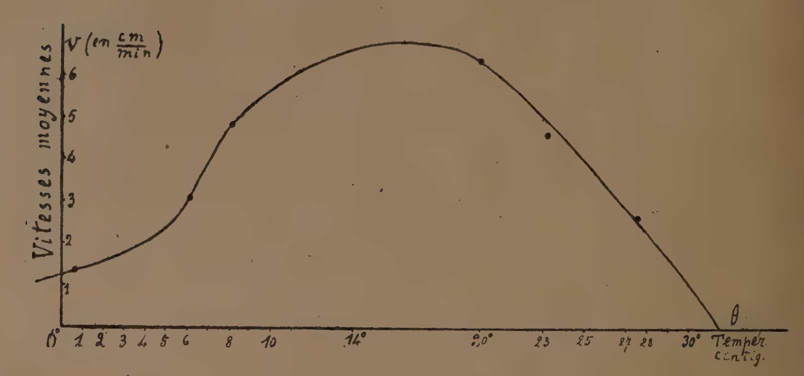
Courbe de température. *Helix aspersa B.*



Courbe générale de variation des vitesses moyennes de reptation d'*Helix aspersa B* en fonction de la température (après 4 heures de séjour, environ, dans le thermostat).

Fig. 116.

Courbe de température. *Helix aspersa A.*



Courbe générale de la variation de la vitesse moyenne d'*Helix aspersa A* en fonction de la température, après 4 heures de séjour environ dans le thermostat.

Fig. 117.

LIVRE III

SECTION V

EXPÉRIENCES SUR LES MODIFICATIONS DE LA STRUCTURE PHYSIQUE DU PROTOPLASMA SOUS L'ACTION DE LA CHALEUR ET DU FROID

(EXPÉRIENCES A L'ULTRA-MICROSCOPE)

CHAPITRE XI

ÉTUDE DES MODIFICATIONS QU'ÉPROUVENT LES LIQUIDES INTRA-ORGANIQUES SOUS L'INFLUENCE DE LA CHALEUR ET DU FROID

L'expérience révèle que l'activité motrice croît d'abord en même temps que la température, puis, après avoir atteint un maximum, se met à diminuer de plus en plus, à mesure que la température s'élève.

La chaleur produit par conséquent sur les organismes autre chose que l'accélération des réactions chimiques, régie par la loi de Van 't Hoff et Arrhénius. D'après cette loi, en effet, la vitesse des réactions devrait augmenter indéfiniment. On est conduit à la conclusion qu'à partir d'un certain degré thermique un nouveau phénomène, antagoniste du premier, doit intervenir, ou plus exactement manifester son existence et devenir de plus en plus prépondérant.

La loi d'accélération des réactions est applicable en toute rigueur aux substances inorganiques, à l'état de solutions électrolytiques ou à l'état gazeux, tandis que les êtres vivants sont constitués de matières albuminoïdes complexes à l'*état colloïdal*. L'état colloïdal est profondément modifié par la chaleur : les albuminoïdes sont coagulés à partir d'une certaine température, au bout d'un temps plus ou moins long — d'autant moins long que la température est plus élevée. — Le nouveau phénomène est sans doute un phénomène physique portant sur la modification de structure des *colloïdes* du protoplasma vivant.

Mais le ralentissement de l'activité locomotrice se manifeste bien avant qu'on ait atteint les températures mortelles pour les animaux de l'espèce considérée, par conséquent bien avant les températures produisant la coagulation. Aux températures inférieures à celles-ci, il y a donc déjà des modifications plus ou moins profondes de la structure des substances colloïdales protoplasmiques, modifications qui, chez l'être vivant, se présentent, dans certains cas, avec un caractère précaire, c'est-à-dire peuvent être détruites par de nouveaux mécanismes, puisqu'on voit les organismes *s'adapter* aux nouvelles conditions thermiques, d'abord nocives, et reprendre leur vivacité première.

Ce sont là des hypothèses qu'il faut soumettre a la vérification expérimentale. C'est ce que j'ai tenté de faire dans une série d'expériences qui vont être rapportées à présent.

Ces expériences ont consisté essentiellement à examiner comparativement, à l'ultra-microscope, le liquide de la cavité générale — l'hémolymphe — d'Ecrevisses maintenues, plusieurs jours, les unes à une température élevée, 24°-25°, et même 27°-28° ; les autres à une température moyenne : 9°-10°, ou 11°-12°.

Dans d'autres expériences, c'est la même Ecrevisse dont le sang a été examiné successivement avant chauffage, immédiatement après chauffage, puis, plusieurs jours après avoir été remise à la température normale.

DESCRIPTION ET RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

Les expériences ont porté sur deux espèces d'Ecrevisses :

1° *Astacus leptodactylus*, espèce d'Europe orientale.

2° *Astacus fluviatilis* var. *nobilis* espèce de l'Europe occidentale, plus petite que la précédente et reconnaissable à de petites taches rouges autour des articulations.

Les deux séries d'expériences ont donné les mêmes résultats. Je ne rapporterai que celles qui sont relatives à *Astacus fluviatilis* var. *nobilis*.

TECHNIQUE

Les expériences ont été faites à l'Institut Pasteur, au laboratoire de M. Mouton, qui a eu l'extrême obligeance de vouloir bien m'initier à la technique et me faire profiter de son expérience.

L'appareil employé est celui qu'il a décrit lui-même dans son livre : *Les Ultra-microscopes et les Objets ultra-microscopiques*, fait en collaboration avec M. Cotton (1). Voici, brièvement rapportés, les traits essentiels de l'appareil.

Sur la platine du microscope, est disposé un bloc prismatique

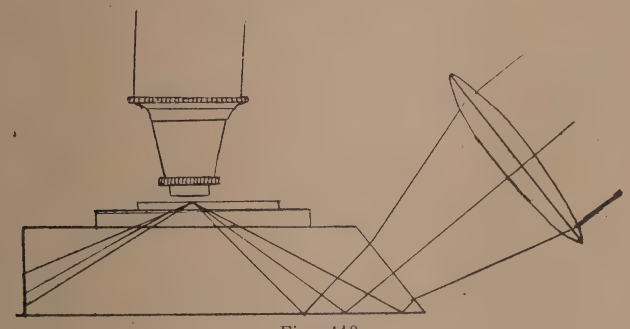


Fig. 118.

de *crown-glass*, ayant ses bases supérieure et inférieure parallèles. L'une des faces latérales du prisme est taillée obliquement, et fait avec le plan inférieur un biseau de 51° d'angle.

(1) Cotton et Mouton : *Les Ultra-microscopes et les Objets ultra-microscopiques*, pp. 42-50. Paris, Masson, 1906.

Sur cette pièce fondamentale, on pose la lame porte-objet. C'est une lame de glace de 3 millimètres d'épaisseur environ. Entre les deux, on répand une mince couche d'huile de cèdre, qui, ayant même indice de réfraction que le verre empêche la réflexion de la lumière à leur surface de séparation, par la continuité optique des milieux qu'elle établit.

Sur la lame porte-objet on laisse tomber directement une goutte du liquide que l'on étudie et on la recouvre d'une lamelle de verre ou de mica, en observant les précautions indiquées plus loin.

Une lanterne à arc, percée d'une fente linéaire, envoie un étroit faisceau de lumière intense, qu'au moyen d'un dia-

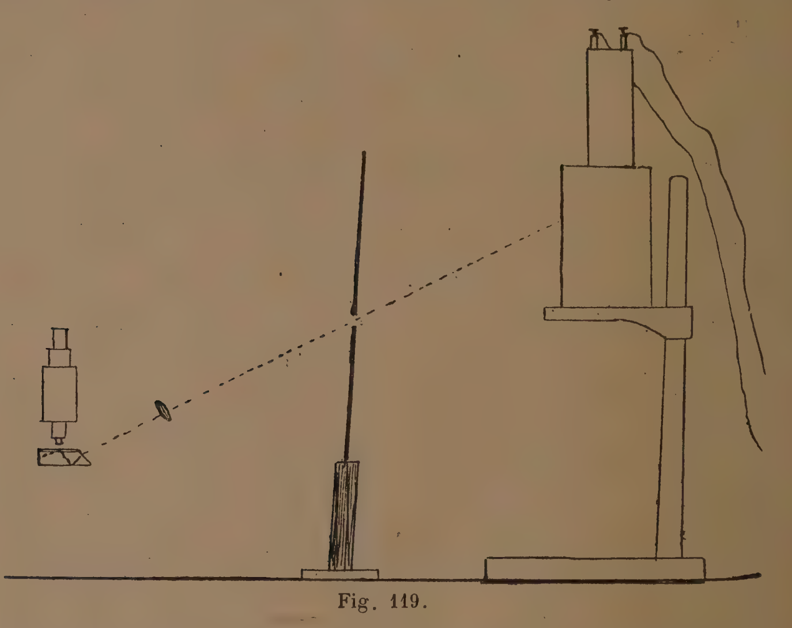


Fig. 119.

phragme et d'une lentille on fait tomber normalement au plan du biseau. La lumière pénètre dans le bloc de crown, est réfléchie à sa face inférieure, renvoyée vers le haut, traverse la surface supérieure, l'huile de cèdre, la lame de glace, le liquide en observation et la lamelle.

A la face supérieure de celle-ci, elle subit la réflexion totale, est rejetée vers le bas et vient sortir par la face verticale du bloc prismatique.

Les objets ultra-microscopiques ainsi éclairés latéralement, sans que l'œil de l'observateur reçoive les rayons lumineux qui les illuminent, apparaissent comme des points brillants sur fond sombre.

Précautions à prendre pour obtenir des lames et des lamelles propres.

Il est de première importance d'avoir des lames de verre et des lamelles *absolument propres*. Or il n'est pas aisé d'obtenir des objets ne portant pas de poussières ultra-microscopiques. On ne peut pas songer à les essuyer. On procède ainsi :

1° On rince le bloc prismatique avec du toluène en faisant couler directement ce liquide de la bouteille sur les faces utiles, et en tenant le prisme entre les doigts par deux faces verticales opposées. On laisse sécher, sans essuyer, à l'abri des poussières.

2° On découpe les lames porte-objet dans un morceau de glace neuf, dans des parties sur lesquelles on n'a jamais posé les doigts, afin qu'il n'y ait pas de traces de graisse. Pour enlever les poussières les plus fines, on fait couler sur la face supérieure de la lame un peu de collodion liquide, de façon à former une couche mince sur toute la surface.

Lorsque le collodion est sec on arrache vivement la pellicule.

Le collodion à l'état liquide, a collé et emprisonné les poussières, qui, ensuite, se trouvent enlevées avec lui. On obtient ainsi une surface rigoureusement propre.

3° Pour obtenir des lamelles, on peut fendre par la tranche des lames de mica, et, dans les feuillets internes de la lame, pour la première fois ainsi mises à jour, découper des lamelles. Ces lamelles, toutefois, présentent fréquemment des rayures, gênantes pour les observations, car elles apparaissent comme des lignes lumineuses.

Il nous a paru préférable de procéder avec les lamelles comme avec les lames porte-objet. On nettoie les faces de lamelles ordinaires de verre en les recouvrant de collodion qu'on arrache ensuite. Mais il est nécessaire ici de nettoyer les *deux* faces de la lamelle.

L'appareil une fois installé et réglé, il reste à examiner le liquide de la cavité générale de l'Ecrevisse. Pour cela, après avoir doucement séché l'animal avec du papier filtre, on perce, avec une aiguille à disséquer ou avec la pointe d'un scalpel, la membrane molle de chitine située à l'articulation de la base d'une patte.

Une goutte incolore de liquide sanguin apparaît : on la laisse tomber d'elle-même sur la lame porte-objet. Si on emploie une aiguille à disséquer, le trou a toujours la même grosseur et la goutte qui tombe aussi.

On recouvre aussitôt de la lamelle, tenue par la tranche, et on examine sans tarder.

Au bout de quelques minutes, en effet, il se produit des modifications : les grains colloïdaux les plus gros se collent contre la face de la lame et de la lamelle et ne bougent plus. La coagulation se fait progressivement dans la masse. Les mouvements browniens se ralentissent et s'arrêtent.

OBJECTIF. OCULAIRE. DIAMÈTRE DU CHAMP. ÉPAISSEUR DE LA PRÉPARATION

Adoptant l'appareil de MM. Cotton et Mouton, les caractéristiques étaient les suivantes : oculaire composé Zeiss 18; objectif de Zeiss de 8 millimètres de foyer ; à sec ; (grossissement linéaire : 562).

Le diamètre du champ de vision était de 0 mm. 65.

L'épaisseur de la préparation, mesurée chaque fois par la mise au point sur les niveaux extrêmes supérieur et inférieur, et l'évaluation de la fraction de tours de vis nécessaire pour passer de l'un à l'autre niveau, donne, pour cette épaisseur, un peu moins de 0 mm. 05.

Les grains, séparément visibles, pour une mise au point déterminée, sont compris dans une couche d'épaisseur 3 fois moindre environ, puisqu'on peut obtenir deux disparitions successives des points perçus nettement et distinctement, soit 0 mm. 016 (16 μ).

RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES

1° *Aspect général du champ*

A l'état frais, le liquide de la cavité générale d'une Ecrevisse *non chauffée* se présente sous l'aspect suivant :

Dans l'épaisseur de la nappe liquide on aperçoit un certain nombre de gros grains brillants qui remuent lentement. Entre eux, une myriade de petits points scintillent, animés de mouvements browniens rapides. Ces grains, gros et petits, se détachent sur un fond uniforme laiteux, irrésoluble, c'est-à-dire constitué par une poussière de particules trop fines et trop nombreuses pour être distinguées individuellement, et aussi par des grains situés en avant et en arrière du plan de mise au point.

Peu de minutes après, un certain nombre de gros points brillants se sont déposés sur le fond de la préparation ou se sont fixés à la lamelle supérieure. On s'en aperçoit à ce que, quand on déplace la préparation, ces grains sont entraînés en bloc avec elle, d'un mouvement commun de translation. Un très grand nombre de petits points sont encore mobiles et scintillants. Le fond laiteux reste le même.

Plus tard, il y a prise en masse de tout le liquide : tous les points lumineux sont immobilisés.

L'aspect de la préparation reste le même : c'est celui du ciel étoilé par une très belle nuit d'Orient.

La répartition des grains, dans le champ du microscope ou dans l'étendue de la préparation n'est, d'ailleurs, pas uniforme : en certaines plages les grains sont plus serrés, d'une densité numérique plus grande qu'en d'autres régions, de sorte que, dans la numération, on trouve des écarts suivant la zone choisie. Il y a donc lieu, dans les évaluations, d'indiquer une limite supérieure et une limite inférieure, ou bien de donner une valeur moyenne tirée de plusieurs dénombrements.

Enfin, à l'état frais, certaines régions de la préparation se

trouvent parcourues par des courants d'ensemble qui entraînent avec eux les grains.

Quant aux globules du sang ils ne sont pas gênants. Tout d'abord ils ne sont pas très nombreux dans le sang de l'Ecrevisse. Ensuite ils ont des dimensions énormes par rapport aux granulations ultra-microscopiques, et aucune confusion n'est possible. Enfin lorsque l'objectif est mis au point sur les grains ultra-microscopiques, il n'est plus du tout au point sur les hématies et celles-ci ne s'aperçoivent plus que comme des taches lumineuses diffuses. On choisit d'ailleurs pour faire les numérations les plages de la préparation ou du champ qui n'en contiennent pas.

Le sang de l'Ecrevisse chauffée présente le même aspect général que celui de l'Ecrevisse non chauffée, mais avec les différences que voici :

1° Le fond nébuleux irrésoluble est plus brillant, ce qui atteste que de nouvelles particules indiscernables se sont formées et ont enrichi la teneur du liquide ;

2° Les grains visibles, fins ou gros sont beaucoup plus nombreux, ce qui prouve qu'un certain nombre de parcelles invisibles sont devenues visibles, et que des grains colloïdaux visibles ont grossi en s'agglutinant les uns aux autres ou en attirant à eux des éléments imperceptibles.

On voit qu'avant même qu'il y ait coagulation, c'est-à-dire prise en masse, les colloïdes d'un animal chauffé modérément éprouvent des modifications de structure physique qui caractérisent ce qu'on peut appeler les stades de *précoagulation*.

On peut supposer que cette modification de structure physique retentit sur l'activité motrice de l'animal et que c'est à elle qu'est dû l'affaiblissement de cette activité, au delà d'une certaine température optima.

EXPÉRIENCES DE NUMÉRATION DES GRAINS COLLOÏDAUX

On fait le dénombrement des grains colloïdaux séparément visibles jusqu'à la limite de perception distincte.

Ce nombre étant trop grand pour être évalué sans erreur dans le champ entier du microscope, on partage ce champ en huitièmes, comme on l'a indiqué plus haut, en disposant au foyer du microscope un anneau sur le limbe duquel on a tendu deux fils croisés délimitant deux secteurs de $\frac{1}{8}$ de cercle.

On compte le nombre de points brillants, séparément perceptibles, contenus dans ce secteur.

On recommence cette numération une seconde fois. L'erreur ne dépasse pas en général 2 à 3 0/0.

Il faut faire plusieurs dénombrements en différents points de la préparation, car, ainsi qu'on l'a déjà dit, la répartition des grains n'est pas uniforme : il y a des régions de densité numérique plus grande que d'autres. On obtient ainsi un

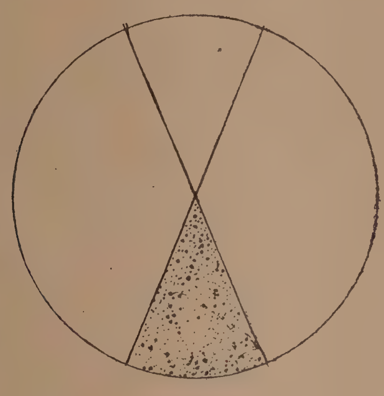


Fig. 120.

maximum et un minimum. On peut indiquer de la sorte, pour chaque cas examiné une limite maxima et une limite minima, ou bien encore faire la moyenne de tous les nombres obtenus. On a, dans tous les cas, l'ordre de grandeur. Ce sont en réalité ces ordres de grandeur que l'on compare et non des nombres précis.

Expériences avec ASTACUS FLUVIATILIS *var.* NOBILIS

Première expérience. — Ecrevisse *B*, 18 mai 1911.

Ecrevisse laissée toute une semaine à la température du laboratoire : 9°-10°.

A l'examen ultra-microscopique on trouve une répartition très inégale des grains colloïdaux dans l'étendue de la préparation. En comptant ces grains à différentes places, je trouve des nombres allant de 120 à 170 pour $\frac{1}{8}$ de cercle.

Le nombre des grains pour le cercle complet du champ de vision est donc compris entre les valeurs limites extrêmes **960** et **1.360**.

Le nombre des granules est en un mot de l'ordre de 1.000 à 1.300.

Deuxième expérience. — 21 mars 1911. 2 écrevisses : *D* et *M*. 2 écrevisses ont été maintenues, pendant une *durée de 10 jours*, l'une : *D* à la température de 9°-10° ; l'autre *M* à la température de 25°5-26°3.

J'examine comparativement le liquide sanguin des deux animaux à l'ultra-microscope.

1° Ecrevisse *D* : maintenue 10 jours à 9°-10°. Je trouve presque exactement les mêmes nombres que dans la première expérience faite cependant avec une autre écrevisse : *B*.

Pour $\frac{1}{8}$ de cercle les nombres vont de 110 à 170, soit, pour le cercle entier du champ

880 à **1360**

limites extrêmes.

Le nombre des grains est toujours de l'ordre de 1000 à 1300.

Ces grains se détachent sur un fond brillant formé de particules irrésolubles.

2° Ecrevisse *M* maintenue 10 jours à 25°5-26°3. Les granules sont très fins et *excessivement nombreux*, si nombreux qu'on arrive très difficilement à les compter. Leur nombre dépasse 200 pour $\frac{1}{8}$ de cercle. Il est compris entre 200 et 250 soit, pour le champ tout entier :

de plus de **1600** à **2000**.

Troisième expérience. — 28 mars 1911. *Mêmes* écrevisses : *D* et *M*.

1° *Ecrevisse D.*

C'est la même Ecrevisse que le 21 mars, celle qui n'a jamais été chauffée. Elle a été maintenue depuis la dernière expérience, c'est-à-dire pendant 7 jours à la température moyenne de 10°.

A l'examen ultra-microscopique le plasma sanguin présente l'aspect habituel : sur un fond blanchâtre lumineux, se détachent des grains animés de mouvements browniens. D'autres sont collés à la face de la lame de verre ou à celle de la lamelle.

La répartition des grains est plus uniforme.

Dans $\frac{1}{8}$ de cercle je trouve de 105 à 118 soit, pour le champ tout entier

de **840** à **944**.

2° *Ecrevisse M.*

C'est l'écrevisse *M* examinée le 21 mars. A ce moment elle venait de subir un chauffage de 10 jours. Depuis lors, c'est-à-dire depuis 7 jours, je l'ai laissée vivre dans l'eau à la température ordinaire de 10°. J'examine les modifications qui se sont accomplies dans cet intervalle d'une semaine. Le nombre des grains séparément perceptibles est retombé dans une proportion considérable, depuis la semaine dernière. En comptant ceux-ci je constate que la différence avec l'Ecrevisse non chauffée est faible ou nulle. Je trouve :

de **944** à **1040**

grains dans l'étendue du champ.

La différence numérique, pendant l'intervalle de cette semaine s'est donc presque effacée.

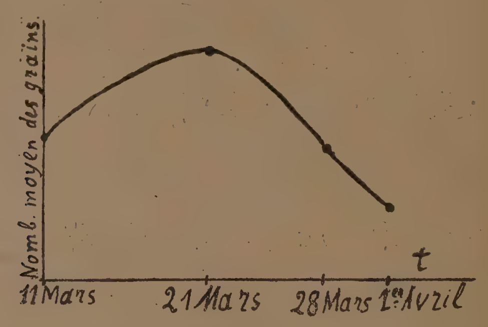
Quatrième expérience. — 1er avril 1911. Ecrevisse *M*. Quatre jours plus tard, j'examine à nouveau la même Ecrevisse *M*. Voici onze jours qu'elle a été retirée du bassin à 25°5-26°3. Depuis ces 11 jours elle est restée à la température normale de 10°-11°.

Je fais la numération des grains pour $\frac{1}{8}$ de cercle. Ils sont

moins nombreux que la dernière fois. *Ce sont surtout les granules les plus fins qui ont disparu en grand nombre.* Sur le fond blanchâtre brillant, irrésoluble se détachent des granules brillants bien nets assez nombreux, d'autres, moins nombreux, excessivement fins, voisins de la limite de visibilité. Je trouve en moyenne (moyenne de 4 expériences de numération), dans un secteur de $\frac{1}{8}$ de cercle, 62 grains nettement visibles et 78 grains en comptant, avec ceux-ci les particules à peine visibles placées à la limite de perceptibilité (2 expériences). On trouve donc, pour l'étendue du champ tout entier :

de **496** à **624**

grains ultra-microscopiques.



Variation du nombre des grains colloïdaux chez une Ecrevisse chauffée pendant 10 jours à 25°5-26°3, puis ramenée à la température moyenne de 9°-11°.

Fig. 121.

Le nombre des grains colloïdaux, qui était retombé à la moyenne il y a quatre jours, a donc continué, depuis, à décroître. Ce nombre est descendu au-dessous du taux normal. Le phénomène de *granolyse* continuant à s'exercer, la structure physique des colloïdes du protoplasma dépasse l'état d'équilibre. L'expérience n'a pas été prolongée plus longtemps, mais il est probable que le nombre des grains remonte ensuite à la moyenne.

Cinquième expérience. — 1er avril 1911. *Astacus fluviatilis N.* Une autre Ecrevisse *N* a été chauffée à 27°2-28° pendant

28 heures consécutives, puis après avoir été retirée la durée d'une nuit, examinée le lendemain matin à l'ultra-microscope.

Voici les nombres trouvés, pour un secteur de $\frac{1}{8}$ de cercle, en différentes régions de la préparation

177, 203, 195, 218, 195.

Le nombre des grains est donc compris pour tout le champ entre :

1416 et **1744**

la moyenne étant de *1584*.

Ainsi, le champ renferme, en moyenne, 1584 granules, nombre énormément supérieur à celui trouvé chez un animal non chauffé, compris entre les limites 840 et 1300 ; comparable au contraire, mais un peu inférieur, aux nombres trouvés déjà chez une Ecrevisse chauffée *10 jours* à 25°5-26°3 : 1600 à 2000.

Sixième expérience. — Astacus fluviatilis G. 18 mars 1911.

La contre-expérience se trouve avoir été réalisée dès le début, le 18 mars. A cette date, le sang d'une Ecrevisse *G*, qui avait été refroidie pendant 5 jours à des températures comprises entre 0° et 5°, puis deux jours à 7°, a été examinée à l'ultra-microscope. La moyenne des nombres des grains contenus dans un secteur de $\frac{1}{8}$ de cercle est de 60, ce qui, pour le champ tout entier donne

480 grains.

Le nombre des granules est de l'ordre de 500, c'est-à-dire bien inférieur à celui d'une Ecrevisse maintenue à la température moyenne de 9°-10°.

RÉSUMÉ DES EXPÉRIENCES PRÉCÉDENTES : RÉSULTATS QUI S'EN DÉGAGENT.

Le tableau qui suit montre qu'il y a un parallélisme complet entre l'élévation ou l'abaissement de la température et la croissance ou la décroissance du nombre des grains colloïdaux

contenus dans le protoplasma ou les liquides circulants de l'organisme. En outre les gros grains, apparaissent ou se font plus abondants aux températures élevées.

TABLEAU RÉSUMANT LES RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES SUR LES ÉCREVISSES.

	Nombre des granules
Ecrevisse *G* refroidie 5 jours à des températures comprises entre 0°-5° et 2 jours à 7°.	de l'ordre 500.
Ecrevisses non chauffées maintenues à 9° 10°.	de l'ordre de 1000 à 1300.
Ecrevisse *N* chauffée 28 heures à 27°2-28°.	Nombre des grains : de l'ordre de 1600.
Ecrevisse *M* chauffée 10 jours à 25°5-26°3.	Nombre des grains : de l'ordre de 1600 à 2000.
Variation du nombre des grains chez une écrevisse *M*, chauffée 10 jours à 25-26°, puis laissée 10 jours à 10°-11°, puis, de nouveau, 4 jours à la même température (fig. 121).	900 à 1300 1600 à 2000 1000 500 à 600

LIVRE IV

LOIS ET THÉORIES EXPLICATIVES

SECTION VI

LOIS DE L'ACTIVITÉ MOTRICE DÉDUITES DES EXPÉRIENCES PRÉCÉDENTES

CHAPITRE XII

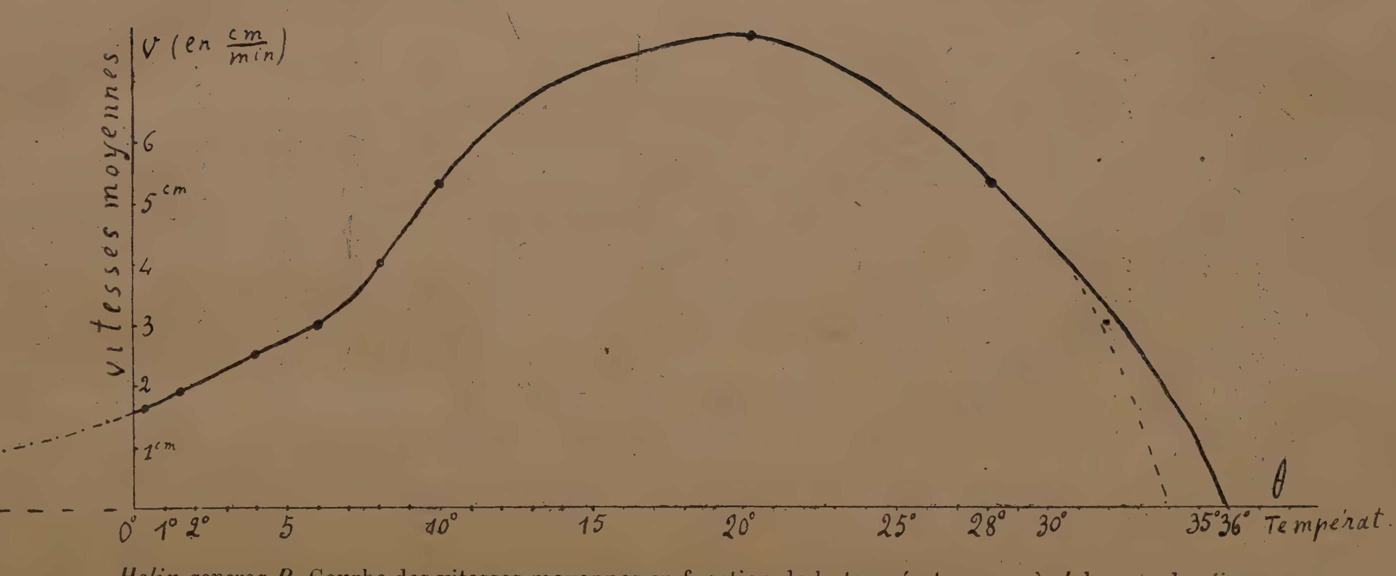
Les expériences précédentes ont fourni un amas de données brutes sur l'ensemble d'un phénomène physiologique complexe. Il faut maintenant rechercher les *lois* de ce phénomène. Partant ensuite de phénomènes élémentaires chimique et physique directement constatés — (que l'on peut appeler causes) — on tentera de déduire les lois du système physiologique complexe des causes élémentaires dont elles dérivent et ne sont qu'une combinaison. Enfin, on confrontera avec les données expérimentales, les résultats numériques déduits des formules théoriques.

Le Livre IV se trouve donc divisé naturellement en trois parties :

1° *Lois* de l'activité motrice déduites des expériences précédentes ;

2° Essai de reconstitution synthétique de ces lois au moyen de la chimie-physique, en partant de phénomènes élémentaires constatés ;

3° Confrontation de la formule théorique de la loi de variation de l'activité avec les données expérimentales.



Helix aspersa B. Courbe des vitesses moyennes en fonction de la température, après 4 heures de séjour dans le thermostat (fig. 116, page 381).

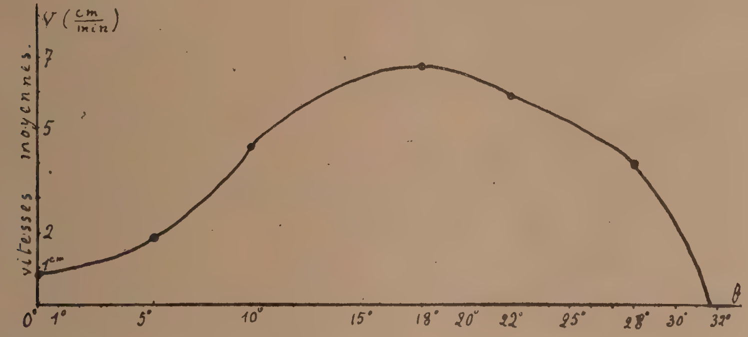
Fig. 122.

Je vais d'abord rassembler les faits observés et essayer de les classer.

I. Si on laisse de côté tout d'abord les variations de moindre importance observées à chaque température particulière, on peut s'attacher, dans une première analyse, à dégager la variation de l'activité motrice *en fonction de la température.*

1° Analysons *quantitativement* cette variation.

L'allure de la variation est représentée par l'une des courbes ci-contre (fig. 122 et fig. 123).



Allolobophora putris A. Courbe des vitesses moyennes en fonction de la température, après 4 heures de séjour dans le thermostat (fig. 78, page 318).

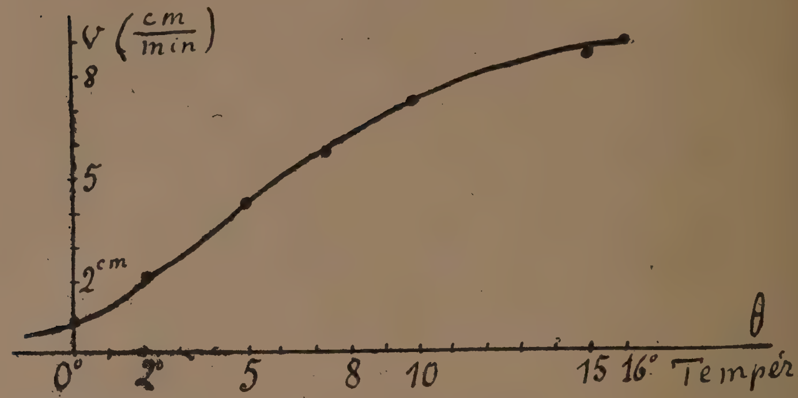
Fig. 123.

C'est une courbe en dôme, qui présente d'abord une montée régulière rapide entre 0° et 10°, puis plus lente entre 10° et 18°, un sommet bombé entre 18° et 28°, accusant un maximum-optimum à 18° pour la première, vers 20° pour la seconde, puis une chute plus brusque. Au delà de 22°, la marche des Vers présente des irrégularités qui ne permettent pas d'indiquer, dès à présent, une valeur moyenne à chaque température.

Voici, pour préciser, des nombres mesurant les vitesses moyennes aux températures basses et moyennes d'une autre série d'expériences où les températures sont plus rapprochées les unes des autres (1re série d'expériences).

Allolobophora putris (1[re] série d'expériences)

Températ. . .	0°	2°	5°	7°	10°	15°	16°	18°
Vitesses (en cm. par min.) . .	0,8	2,0	4,2	5,8	7,2	8,5	8,9	8,4



Allolobophora putris (1[re] série d'expériences). Courbe des vitesses moyennes de reptation, aux températures basses et moyennes, après un séjour de 1 à 2 heures dans le thermostat.

Fig. 124.

Quant aux vitesses aux températures élevées, j'y viendrai tout à l'heure, après avoir donné préalablement les explications nécessaires.

2° A cette étude quantitative, il est nécessaire de joindre une analyse *qualitative* des caractères du mouvement.

A) A basse température les mouvements sont lents et, en général rectilignes. Cependant il y a de temps en temps des perturbations dans la direction suivie : le Ver lève parfois la tête, tâtonne, change une minute de direction, se rétracte. Mais ces faits sont relativement rares et peu importants.

B) Aux *températures moyennes*, les trajectoires sont rectilignes ; la vitesse est très grande.

C) A *haute température*, un phénomène frappant, de plus en plus accusé à mesure que le niveau thermique est plus élevé, se révèle : *la perte de l'orientation de marche.*

Les mouvements deviennent extrêmement irréguliers qualitativement et quantitativement :

a) Qualitativement :

α) L'animal jette constamment la tête à droite et à gauche, change de direction, dresse l'avant du corps et le balance en l'air ; se rétracte ; s'arrête (fig. 125).

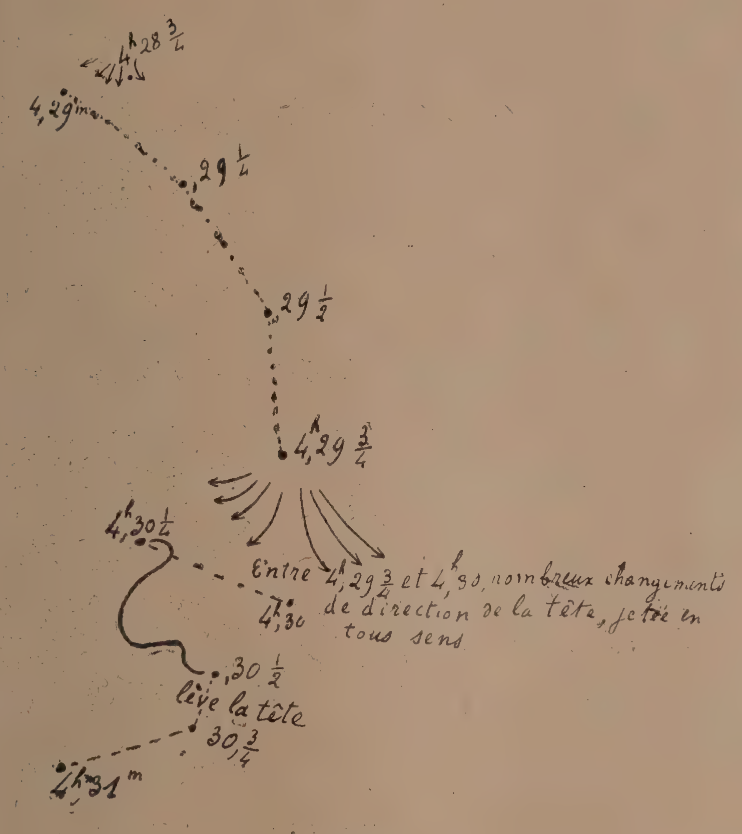


Fig. 125.

β) La trajectoire devient une courbe pelotonnée très embrouillée, se recoupant plusieurs fois (fig. 126).

γ) Enfin, aux très hautes températures, le Ver n'avance plus ; il se tord sur place.

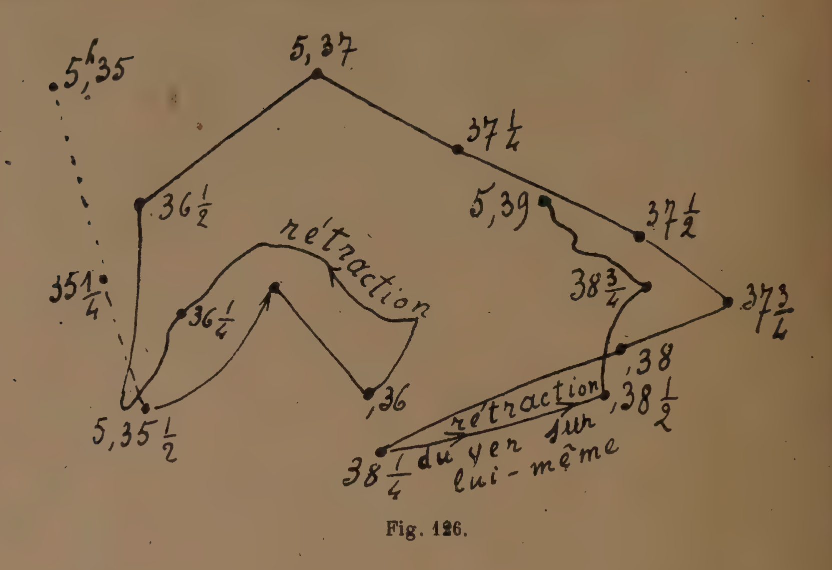


Fig. 126.

b) Quantitativement :

On est frappé de l'irrégularité de la vitesse de reptation. Celle-ci est très grande pendant un quart ou une demi-minute, parfois même pendant une minute, puis l'animal ralentit sa marche ou s'arrête subitement. En un mot, il a de brusques variations et des discontinuités.

Exemples :

α) *All. fœtida*

Dans la même minute, 28°	1er quart de minute . . .	7,30
	2e —	3,85
	3e —	1,4

β) *All. putris*

Durant 3 minutes consécutives, 28°	1re min.	4	Une autre fois	1re min.	1,7
	2e —	1,6		2e —	0,7
	3e —	0		3e —	0

Dans la même minute	1er quart	2	Une autre minute	1er quart	2,9
	2e —	3		2e —	2,0
	3e —	1,05		3e —	0 (arrêt)
	4e —	1,35		4e —	(arrêt)

J'ai négligé jusqu'à présent, pour suivre les variations de l'activité motrice d'après la température, les inégalités que l'on observe dans la marche de l'animal *à chaque température particulière.*

Je vais maintenant revenir sur les phénomènes réels pour les envisager dans toute leur complexité, tâcher de dégager les causes des irrégularités.

Voyons d'abord les faits eux-mêmes :

Deux jours et deux nuits consécutivement j'ai maintenu à maintes reprises un *Allolobophora fœtida* à des températures constantes. J'ai pris, au cours de ces deux jours, à des instants variés de la journée : le matin, l'après-midi, le soir, des mesures de la vitesse de marche. Les résultats de ces mesures sont condensés dans des courbes semblables à la suivante (fig. 127). Je donne ici la courbe relative à 0°.

Qu'est-ce qu'on observe ? Deux choses :

1° La vitesse de la marche, d'abord assez grande pendant les premières heures qui suivent l'introduction du Ver dans la chambre froide, va en diminuant à mesure que le temps s'écoule. Elle finit, vers la fin du second jour, par tomber à zéro. A ce moment, la partie antérieure de l'animal, après qu'on l'a excité en le déplaçant, s'agite encore, se porte à droite et à gauche, s'allonge ou se rétracte, mais le reste du corps demeure sur place ; il n'est pas entraîné par l'avant.

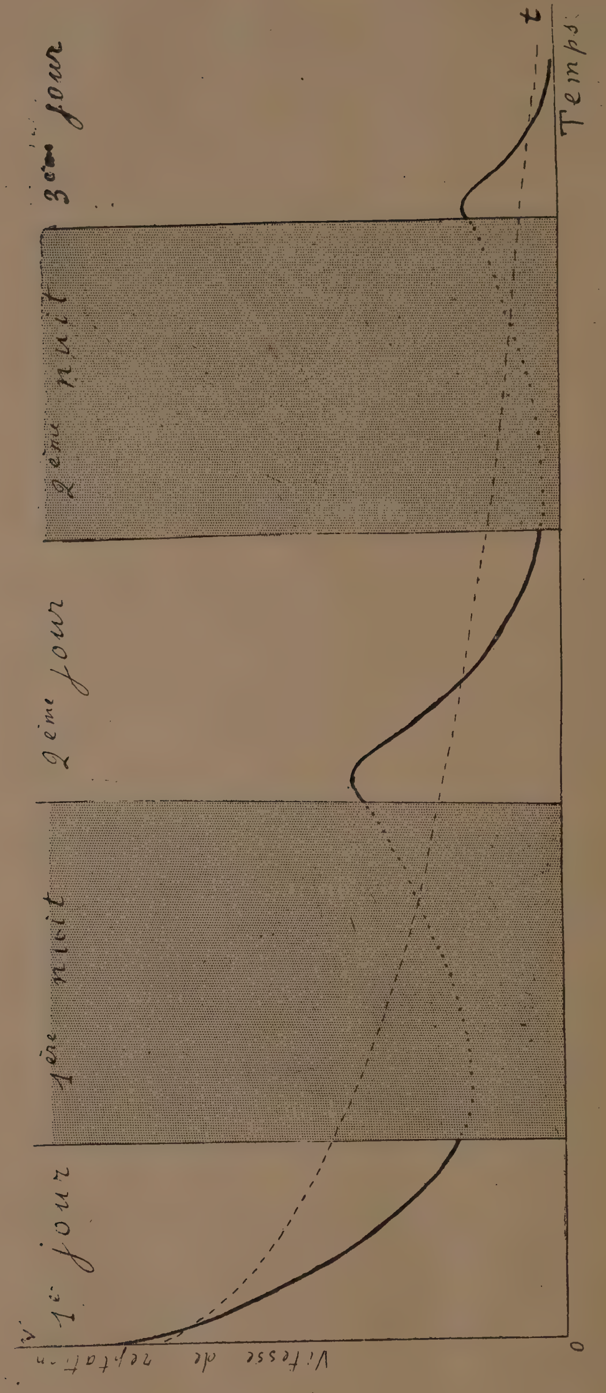
Donc, *il y a une décroissance générale de l'activité motrice.*

2° Dans l'inclinaison générale du tracé, nous voyons des ressauts. La courbe se relève par moments. En réalité la ligne totale se décompose en plusieurs tronçons. Au cours de chaque journée, du matin au soir, la courbe descend.

Mais le lendemain matin, l'extrémité antérieure du nouveau segment se trouve reporté à un niveau supérieur à celui où était tombé la veille au soir la fin du segment précédent.

Le matin, après le repos de la nuit et le long séjour à l'obscurité (le cristallisoir-calorimètre est recouvert d'un voile chaque soir), l'animal présente une activité plus forte que quelques heures plus tard, et qu'à la fin de la journée précédente.

Il y a donc un *rythme diurne.*



Variation générale de l'activité locomotrice en fonction du temps à température fixe. La courbe s'étend sur plusieurs journées.
—— Courbe moyenne de descente journalière.
- - - - - Courbe de décroissance générale (fictive).

Fig. 127.

L'existence d'un rythme diurne est bien connue des biologistes. On en trouvera de nombreux exemples dans le livre de M. H. Piéron : l'*Evolution de la mémoire*.

M. G. Bohn en a signalé de son côté un certain nombre. Je mentionnerai en particulier son mémoire sur les variations de la sensibilité chez les *Vérétilles* et les *Cérianthes* (1).

*
* *

Ces grandes oscillations de l'activité motrice ne sont pas les seules. Elles se compliquent de perturbations de période plus courte.

Considérons les graphiques 128 et 129 qui représentent le

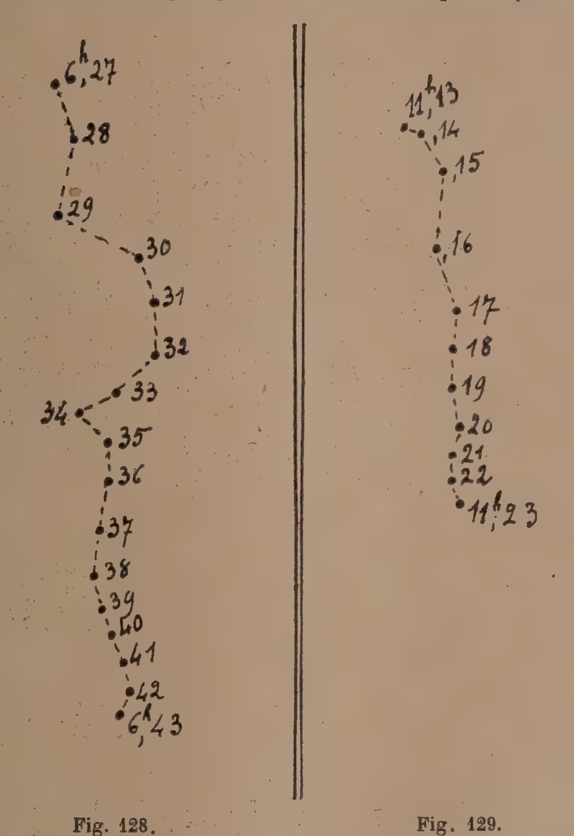


Fig. 128. Fig. 129.

(1) *Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, 7e série, t. XLIII, 15 déc. 1909).

déplacement exact d'un *Allolobophora putris* pendant un intervalle de temps de quelques minutes (Température 0°).

Un graphique comme ceux-ci donne à la fois la vitesse de reptation à tout moment et la forme de la trajectoire. Si l'on

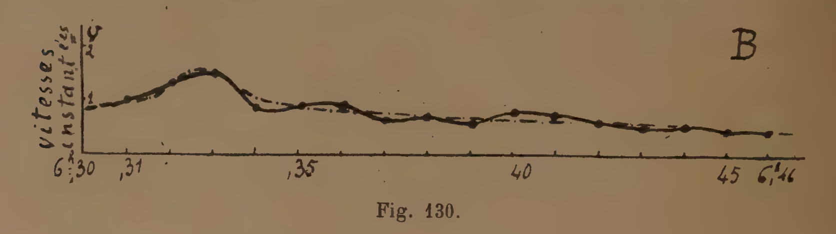


Fig. 130.

mesure l'espace parcouru dans chaque minute et que l'on construise *la courbe de la vitesse en fonction du temps,* on

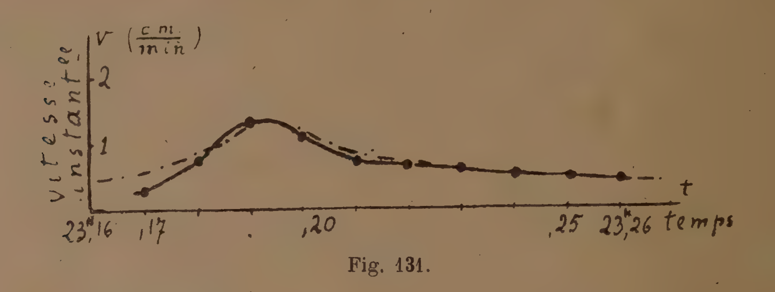


Fig. 131.

obtient les figures 130 et 131 (reproduction des graphiques 25 B et 26 des pages 241 et 242).

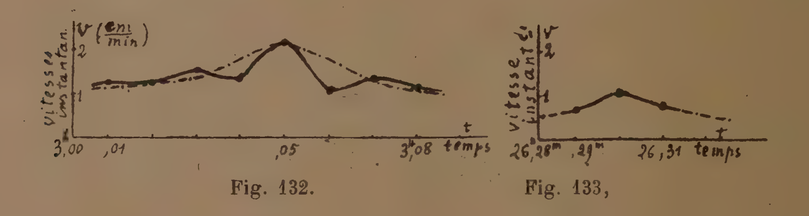


Fig. 132. Fig. 133.

Avec *Allolobophora fœtida* j'ai obtenu les figures 132 et 133 (graphiques 21, page 236).

Avec *Helix aspersa* les courbes : 134 ; 135 ; 136 ; 137 ; 138 ; 139 ; 140 ; 141 ; 142 ; 143 ; 144 (Voir les figures aux deux pages suivantes).

Considérons l'une de ces courbes, celle de la figure 131 par exemple. Nous voyons que l'activité motrice a d'abord une

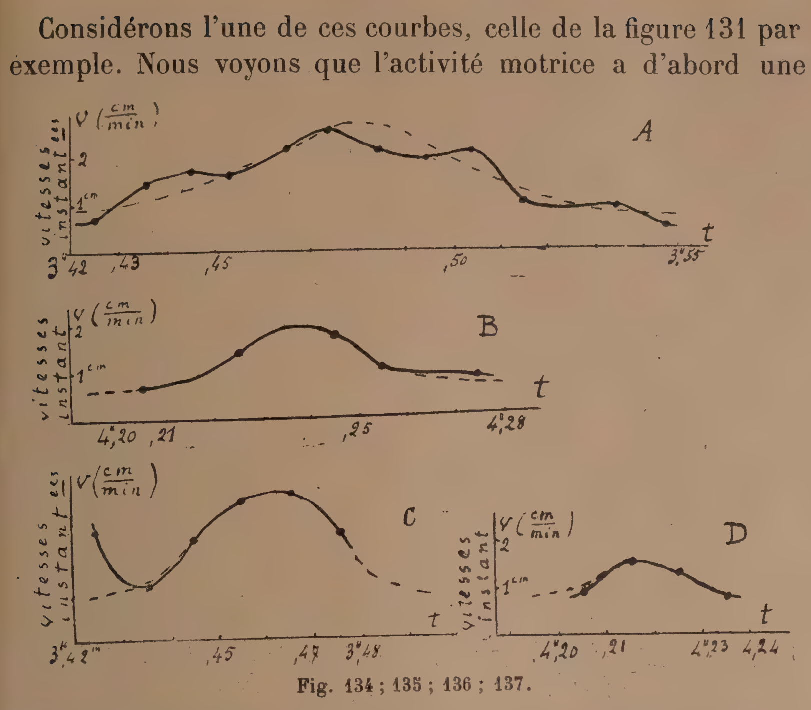


Fig. 134 ; 135 ; 136 ; 137.

valeur faible (vitesse 0 cm. 3). puis va progressivement en

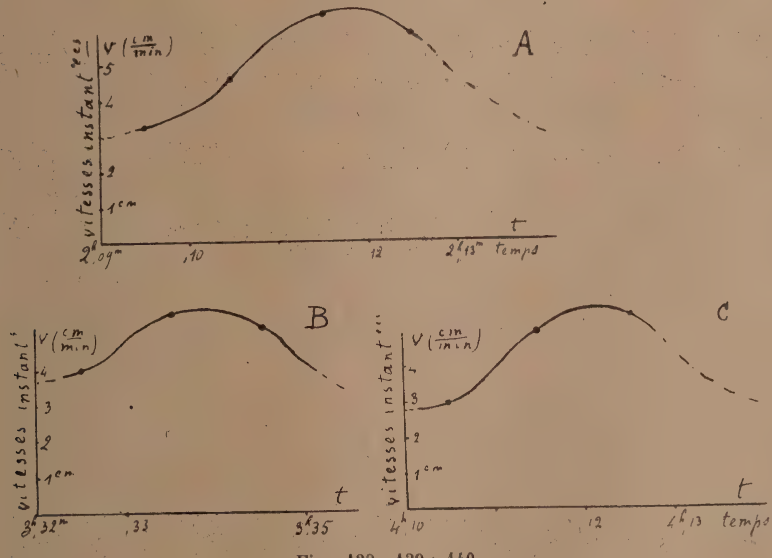


Fig. 138 ; 139 ; 140.

croissant avec le temps, passe par un maximum, et enfin décroît de nouveau.

Les autres courbes montrent la même forme de variation.

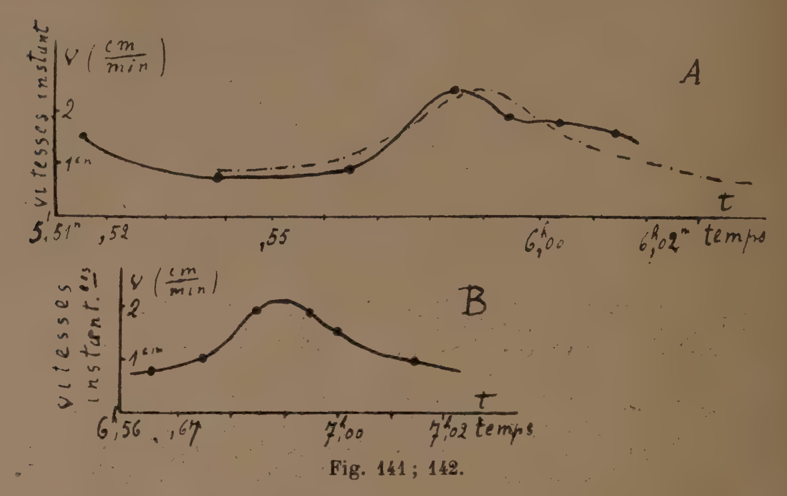


Fig. 141 ; 142.

Nous constatons l'existence d'une fluctuation périodique courte de la rapidité de la marche.

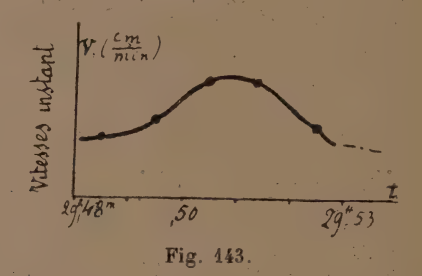


Fig. 143.

En résumé, l'activité motrice :

I) Est variable avec la TEMPÉRATURE.

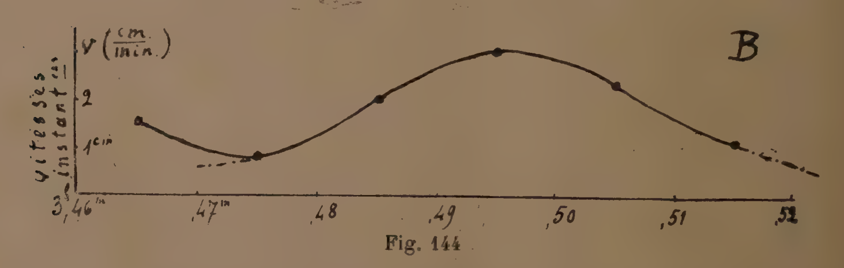


Fig. 144

II) A chaque *température particulière* elle est en outre fonction du TEMPS.

Elle obéit à un quadruple rythme chronique. Elle dépend :

1° De la durée totale du séjour de l'animal dans la chambre calorimétrique.

2° De l'heure de la journée comptée à partir du matin (lever du soleil) ou, plus exactement, à partir du moment où les animaux ont été exposés à la lumière.

3° D'une oscillation horaire ou plurihoraire dont il sera parlé plus loin.

4° Enfin, à un moment donné, au cours d'une même période ininterrompue d'activité locomotrice, du temps qui s'est écoulé depuis que l'animal s'est mis en mouvement (onde d'activité momentanée).

La vitesse réelle, à une température fixe et à un instant donné, résulte donc de l'action simultanée de toutes ces lois qui tantôt fournissent des effets de même sens, tantôt des effets qui se contrarient.

L'être vivant se présente à nous comme un récepteur actif et sensible, qui réagit à un grand nombre de causes. Son activité est un phénomène complexe, dû à l'intercroisement, à la superposition de plusieurs phénomènes rythmiques. Elle est à chaque instant en quelque sorte, leur somme algébrique.

*
* *

Et une comparaison se présente à l'esprit. Il existe un autre phénomène naturel qui, lui aussi, est complexe, irrégulier dans sa régularité, et formé par l'accumulation de plusieurs phénomènes périodiques combinés. C'est le phénomène des Marées océaniques.

Les Marées sont dues à l'action du Soleil et de la Lune qui déforment la surface des mers en faisant varier l'intensité et la direction de la pesanteur.

En un point déterminé du globe terrestre, le niveau de la mer est fonction du temps. Cette fonction tout en présentant un caractère périodique général offre des inégalités. Pour représenter ce mouvement complexe, les Astronomes et les

Hydrographes emploient le procédé de l'analyse harmoniques.

Ils considèrent le mouvement complexe réel comme dû à la superposition d'un certain nombre d'oscillations rythmiques.

Chacune des ondes composantes du mouvement est caractérisée par sa *période*. Par des observations très nombreuses, on arrive à dégager chacune de ces ondes, à en déterminer empiriquement l'amplitude et la situation. En partant enfin de ce principe que des effets périodiques doivent dériver de causes de *même* période, on cherche à rattacher les ondes partielles aux diverses inégalités périodiques qui compliquent les moyens mouvements du Soleil et de la Lune.

Il y a d'ailleurs un retard des effets sur les causes ; mais l'écart est constant. C'est une sorte de décalage.

Ainsi se trouvent analysées les causes du mouvement réel complexe.

L'être vivant ressemble à l'Océan. Ses actes sont une série de flux et de reflux, d'activités diverses déterminées par de nombreuses causes périodiques qui produisent chacune ses effets. Pour débrouiller leur enchevêtrement, il faudra peut-être procéder comme les Hydrographes : se livrer à une sorte d'analyse harmonique basée sur une multitude d'observations empiriques. Au moins arrivera-t-on ainsi à mettre en lumière les principales oscillations périodiques qui compliquent et rendent inextricable l'action de grands facteurs physiques comme la chaleur, quand nous cherchons à en étudier l'influence.

Revenons à notre exemple particulier. Nous avons constaté l'existence d'une onde à longue période, qui s'étend sur plusieurs jours et va en décroissant avec le temps (courbe à trait fort, fig. 145). A celle-ci se superpose une ondulation diurne, d'une durée de vingt-quatre heures (courbe à trait fin, fig. 145) C'est le rythme nycthéméral.

Il y a encore un rythme plurihoraire (courbe à points croisés, même fig.).

Enfin nous avons reconnu une onde très courte, de quelques minutes (5 à 10 aux très basses températures) que l'on

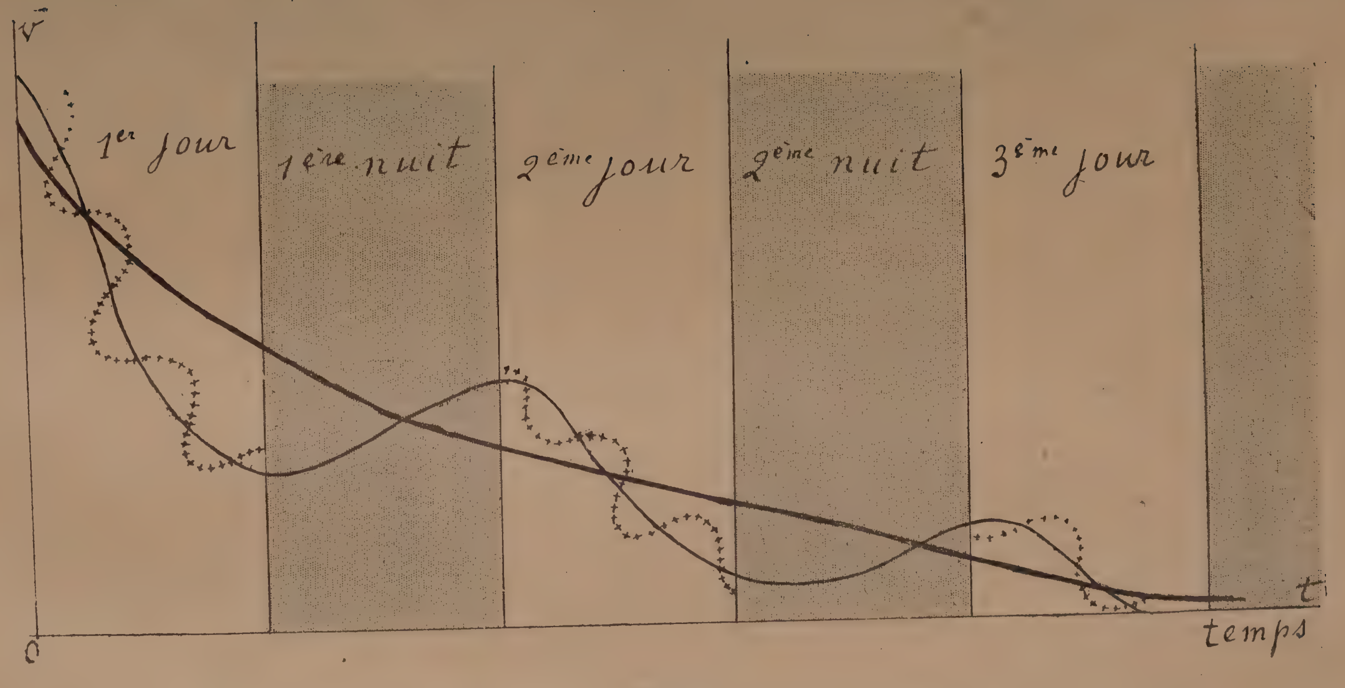


Fig. 145.

peut appeler *onde d'activité momentanée* (non représentée sur la figure 145).

Le mouvement réel du Ver, en fonction du temps — dans des conditions physiques et chimiques bien déterminées, supposées constantes — serait dû à la superposition de ces 4 rythmes principaux auxquelles il faudrait bien certainement en ajouter d'autres moins importants.

Il serait représenté par une courbe du genre de celle-ci (fig. 145) ; il va en décroissant avec le temps.

SECTION VII

ESSAI D'EXPLICATION DE CES LOIS PAR LA CHIMIE-PHYSIQUE

CHAPITRE XIII

ANALYSES DES CAUSES DES PHÉNOMÈNES

Dans l'essai théorique développé dans cette section, je me suis efforcé, en partant de la constatation directe de faits élémentaires chimiques et physiques intervenant dans le phénomène complexe de l'activité motrice, de dégager la *part constitutive* de ces faits dans le phénomène global. Pour cela, j'ai traduit mathématiquement ces faits élémentaires en introduisant leurs lois de développement :

A) loi des vitesses de réaction en fonction du temps, dérivant directement de la loi d'action de masse ;

B) loi d'accélération des vitesses de réaction en fonction de la température ou loi de Van 't Hoff et Arrhénius ;

C) loi de modification progressive de la structure physique des colloïdes par la chaleur ;

D) loi des phénomènes auto-catalytiques.

Puis, synthétisant ces lois, je suis parvenu à une formule complexe. J'ai comparé enfin la formule synthétique avec le phénomène biologique réel.

L'accord qualitatif et quantitatif constaté en faisant cette comparaison montre que les faits élémentaires considérés constituent l'armature du complexus de phénomènes qui nous apparaissent sous la forme d'activité motrice des êtres vivants.

Sur ce phénomène principal s'en greffent d'autres : l'onde d'activité momentanée, l'oscillation de la vitesse moyenne réelle. Dans la partie intitulée : « Théorie des ondes pluri-horaires », j'ai essayé de rendre compte — au moins à titre d'hypothèse — des fluctuations de la vitesse moyenne réelle autour de la courbe théorique journalière, en faisant intervenir d'autres phénomènes : la reconstruction des réserves dynamogènes, le lent déplacement de l'équilibre des édifices chimiques constituant l'organisme et ses réserves, avec absorption ou perte de chaleur ; les phases intermittentes d'activité locomotrice. On arrive ainsi à des formules représentant une oscillation autour de l'axe du phénomène principal.

A) Causes physico-chimiques principales des phénomènes observés

La chaleur n'agit pas directement par elle-même. Elle agit sur les phénomènes chimiques de l'organisme, qui commandent et engendrent l'activité motrice (fonctions nerveuses et musculaires).

On sait que, d'une façon générale, les réactions chimiques sont accélérées par une augmentation de température. La loi qui lie les variations des vitesses de réaction aux températures a été trouvée par Arrhénius. Elle s'exprime par la formule suivante :

$$\text{Log K} = -\frac{A}{T} + C^{te}$$

dans laquelle K désigne la vitesse de réaction, T la température absolue, A et C des constantes.

On dit souvent que la vitesse des réactions devient environ deux ou trois fois plus grande chaque fois que la température augmente de 10° (règle de Van 't Hoff ou du coefficient de température). Toutefois cette règle *empirique* n'est applicable qu'entre des limites de température assez rapprochées.

Divers auteurs (1) ont montré, à la suite de leurs expérien-

(1) Voir l'Historique, Chapitre IV.

ces, que les actes physiologiques de l'organisme sont influencés, par une variation de température, de la même façon que les réactions chimiques ordinaires : leur vitesse devient 2 ou 3 fois plus grande que pour une augmentation de température de 10° (entre certaines limites thermiques).

Il en est ainsi, en particulier, de la vitesse des battements du cœur de toutes sortes d'animaux : Phylliroe, Maïa, Tortues, Lapins, Hommes.

Ayant compté, par exemple, sur des cœurs de Tortues, détachés de l'organisme et plongés dans le liquide de Ringer, le nombre des battements, à différentes températures, *Snyder* a trouvé, pour 5 minutes :

θ : 10°		θ : 20°		θ : 30°	
Cœur 1	Cœur 2	Cœur 3	Cœur 4	Cœur 5	Cœur 6
9,5	9,5	21,5	21	48	48

le coefficient de température *n* est un peu supérieur à 2.

Robertson, pour les contractions cardiaques d'une Daphnie (*Cerodaphnia*), a trouvé $n = 2{,}03$ *en moyenne*.

De même la conduction nerveuse obéit à la règle de Van 't Hoff : son coefficient de température est compris lui aussi en moyenne entre 2 et 3. Par exemple, des expériences de Von Miram sur l'action de hautes températures sur le nerf moteur de la Grenouille, on peut déduire que le coefficient thermique de la conduction nerveuse, entre 20° et 35°, est 2,1. A 20°, la vitesse de conduction de l'excitation a été trouvée être de 24 mètres par seconde, et à 35° de 65 mètres.

Or, les phénomènes physiques ont des coefficients de température beaucoup plus faibles, inférieurs à 1. Ceci suggère l'idée que les activités physiologiques, en particulier la contraction musculaire et la conduction nerveuse sont dues à des phénomènes chimiques intra et intercellulaires. La vérité de cette supposition a été établie directement par les Bioénergétistes contemporains (A. Chauveau ; Rübner ; Pflüger ; Laulanié ; J. Lefèvre ; Fick ; J. Müller).

B) Causes profondes de la loi de Van 't Hoff : Mécanisme de l'accroissement de vitesse des réactions chimiques par la chaleur.

Le froid augmente la viscosité des liquides organiques et ralentit, par conséquent, en même temps que la vitesse des échanges et des transports moléculaires, celle des transformations chimiques.

A mesure que la température s'élève, ces résistances passives diminuent et les réactions s'accélèrent ou peuvent prendre naissance. Ainsi, beaucoup de réactions chimiques qui ne se produisent pas à la température ordinaire, s'effectuent dès qu'on porte le système à 100°, 200° ou 500°. La chaleur, en un mot, agit comme un catalyseur : elle rend possible ou facilite les réactions chimiques qui devraient se faire spontanément, mais qui sont inhibées par les résistances passives dans des systèmes en état de faux équilibre.

On sait que les ferments agissent de la même façon. Il en est de même de la lumière qui exerce, elle aussi une action catalytique. M. Daniel Berthelot et d'autres savants ont réussi, en faisant agir des rayons ultra-violets, à obtenir la synthèse de substances ternaires et quaternaires, de composés hydrocarbonés et azotés, en partant d'éléments minéraux (par ex. CO^2 et vapeur d'H^2O).

Toutefois, bien que la valeur *moyenne* du coefficient de température soit, en général, la même que celle de la plupart des réactions chimiques, c'est-à-dire soit comprise entre 2 et 3, — ou soit très voisine de ces nombres, — ce coefficient varie notablement avec la température. Par exemple, dans une des séries de mesures, relatées par Snyder, celles qui se rapportent au cœur de l'homme, le coefficient varie depuis 4 et même 5 jusqu'à 1. Il est vrai que Snyder emploie dans ce cas une méthode assez suspecte : il ne calcule pas le coefficient d'une façon directe, d'après des mesures effectuées réellement à des intervalles de température de 10°, mais l'infère par interpolation ou plutôt par extrapolation, en s'appuyant sur

des mesures prises à des intervalles minimes. Mais, dans d'autres cas où les mesures sont directes, la variation est encore considérable, même pour des températures en somme peu disparates [Voir : Historique, chap. V, p. 91 ; 119 ; 143 ; 158] (1).

En fait, dans toutes les expériences des auteurs, on remarque que le coefficient va toujours en diminuant à mesure que la température s'élève au delà d'un certain niveau moyen.

La décroissance, *à une même température*, de la rapidité des actes moteurs ne semble pas non plus avoir attiré l'attention ou suscité beaucoup d'intérêt (2).

Pourtant, dans un de ses mémoires, Snyder donne des tableaux de nombres qui montrent bien deux des fluctuations que j'ai signalées plus haut : 1° une décroissance générale avec le temps ; 2° une ondulation de durée plus courte, superposée à la première, et qui peut en relever momentanément le niveau, eu du moins en atténuer la rapidité d'inclinaison. C'est ce qu'on voit bien sur les tableaux suivants :

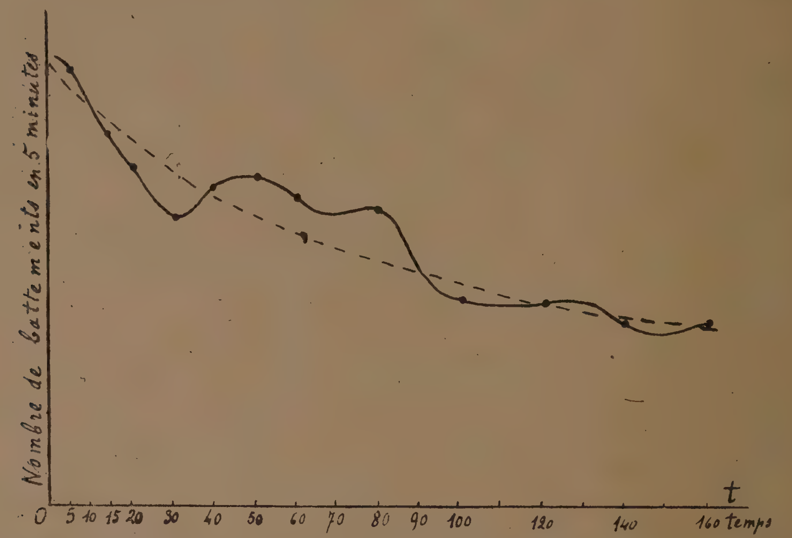
Cœurs de Tortues

Temps (en minutes) écoulé depuis le commencement de l'expérience	Nombre de contraction par minute		
	$\theta = 10°$	$\theta = 20°$	$\theta = 30°$
Minutes	Cœur 2	Cœur 4	Cœur 6
5	9,5	21	48
10	9,0	24	44
15	8,7	18	40
20	8,2	16,5	
30	7	14	
40	7,9	15,5	
50	7,9	16	
60	7,4	15	
80	6,8	14,5	
100	7,1	10	
120	6,6	10	
140	6	9	
160	5,9	9	

(1) Van't Hoff, pour des phénomènes purement chimiques, trouve des coefficients atteignant jusqu'à la valeur 7 (Voir Van 'tHoff, *Chimie physique*, trad. Corvisy, tome I, page 230).

(2) Excepté celui de certains Botanistes : Jost, Blackmann, Ewart (voir p. 111 et 122).

Si l'on trace par exemple la courbe qui se rapporte à la température de 20° (cœur 4) (fig. 146) on voit que cette courbe s'abaisse d'une façon générale, mais présente en son milieu un relèvement qui finit plus tard par s'effacer. Elle peut donc être considérée comme formée par la superposition de ses courbes mentionnées plus haut : 1° la courbe générale de décroissance avec le temps (ici forcément brève puisqu'il s'agit d'un



Tempér. : θ = 20° C. Courbe du nombre des contractions d'un cœur de Tortue (*Clemys marmorata*), en fonction du temps. Cœur n° 4. D'après les déterminations de Ch. Snyder.

Fig. 146.

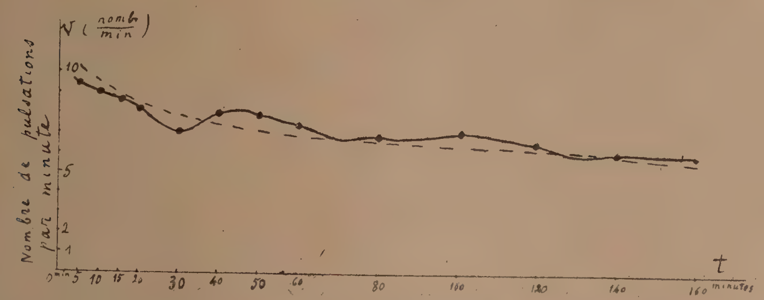
cœur *détaché* de l'organisme) et 2° la courbe de variation onduleuse des vitesses moyennes vraies au cours du temps. C'est ce que montre la figure 146 où l'on a représenté en traits interrompus la courbe de décroissance générale et en trait plein la courbe onduleuse des vitesses moyennes vraies. La figure 147, relative à la température de 10°, présente les mêmes caractères.

La variation du coefficient thermique avec la température, sa diminution constante aux températures élevées, conduit à penser que le phénomène auquel est lié l'activité motrice et

nerveuse est moins simple qu'on ne l'imagine d'ordinaire. Il ne consiste pas seulement en un ou plusieurs phénomènes chimiques. A ceux-ci se superposent — surtout aux températures supérieures — des phénomènes d'*une autre nature*.

D'ailleurs, s'il en était autrement, d'après la loi de Van't Hoff et Arrhénius, la vitesse des réactions devrait continuer à croître avec la température. Comment se fait-il donc qu'à partir d'une certaine limite, elle cesse de le faire, puis qu'elle se met à diminuer ensuite ? C'est que la formule d'Arrhénius n'est applicable qu'aux systèmes inorganiques. Dans l'animal, il doit exister un phénomène physique superposé aux réactions chimiques.

Les êtres vivants sont formés de substances albuminoïdes



Tempér. : θ = 10° C. Courbe de la rapidité du rythme cardiaque d'une Tortue en fonction du temps (Cœur détaché, en suspens ou dans du liquide de Ringer) Ch. Snyder. Cœur 2.

Fig. 147.

qui entrent comme éléments constitutifs dans le protoplasma et dans le noyau des cellules. Or les matières albuminoïdes sont des *colloïdes*, substances à structure compliquée et instable, facilement modifiées par les agents physiques. En particulier, la chaleur a la propriété, quand elle atteint une température suffisamment élevée et qu'elle agit assez longtemps, de les coaguler.

Avant même d'en arriver à ce changement d'état considérable, les albuminoïdes, quand on fait agir sur eux l'agent thermique d'une façon plus modérée — une température plus douce et pendant moins longtemps — commencent déjà à

subir des modifications dans leur structure granulaire. Ils passent par une série d'états que l'on peut appeler *états ou stades de pré-coagulation.*

Ces modifications d'état, dont les altérations de l'activité motrice des êtres vivants m'avaient fait prévoir l'existence, j'ai cherché à les observer directement dans une série d'expériences qui ont été décrites à la fin du livre III et que je rappelle ici brièvement.

Expériences avec les Ecrevisses

J'ai examiné comparativement, à l'ultra-microscope, le liquide de la cavité générale d'Ecrevisses normales non chauffées, et d'Ecrevisses maintenues plusieurs jours à une température élevée, et j'ai compté, dans chaque cas, le nombre des grains colloïdaux visibles dans le champ du microscope. Voici les résultats :

Astacus fluviatilis var. *nobilis*

I. — NON CHAUFFÉE.

Maintenue 10 jours à 9°-10°. Nombre de grains séparément perceptibles : 880 à 1360 sur fond blanchâtre très brillant, et animés de mouvements browniens.



Fig. 148.

II. — ECREVISSE CHAUFFÉE.

A) Ecrevisse *M* maintenue 10 jours à 25°5-26°3. Nombre de grains séparément perceptibles : 1600 à 2000 suivant les points de la préparation.

Un grand nombre de grains « irréductibles » sont devenus visibles.

B) Même Ecrevisse *M*, laissée après l'expérience précédente, pendant une semaine à 11°. Nombre de grains séparément perceptibles : 900 à 1050.

Une Ecrevisse non chauffée *D*, le même jour, montre 840 à 944 grains.

Ainsi, au bout de 7 jours le nombre des grains est à peu près retombé à la normale.

C) Enfin 4 jours plus tard (11 jours après la cessation du chauffage), le nombre des grains est de 520 à 624.

Ainsi au bout de onze jours à partir du moment où l'on a cessé le chauffage, le nombre des grains est tombé *au-dessous* de la moyenne. Le processus de dissolution des grains colloïdaux — qui est sans doute un phénomène diastasique — a continué à s'exercer, et a dépassé en quelque sorte l'état d'équilibre. Le nombre des grains est tombé au-dessous du taux normal.

Il est probable que par la suite il remonte à ce taux. Le phénomène est représenté par cette courbe (fig. 149).

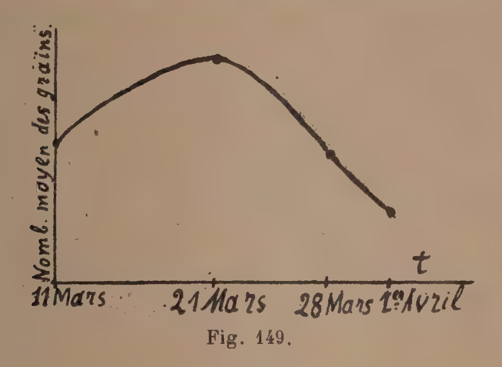


Fig. 149.

III. — Enfin voici deux autres expériences :

A) Ecrevisse *N*, chauffée 28 heures consécutives à 27°2-28°, puis, après quelques heures passées à 11°-12° examinée à l'ultra-microscope.

Nombre de grains résolubles : de 1416 à 1744 (suivant les endroits de la préparation).

B) Ecrevisse *G*. maintenue 5 jours à des températures comprises entre 0° et 5°, puis 2 jours à 7°.

Nombre de grains séparément perceptibles : 480.

C) On a vu qu'à 10°-11° ce nombre est 900 à 1300.

Il y a donc un véritable parallélisme entre la croissance de

la température et celle du nombre des grains colloïdaux résolubles.

Les modifications de structure des albuminoïdes du protoplasma, occasionnées par la chaleur et autres colloïdes, entraînent avec elles des modifications des propriétés chimiques de ces substances, en particulier un ralentissement et une altération des réactions auxquelles sont dus les actes physiologiques.

On aperçoit ainsi la cause profonde de ces altérations que nous avons constatées dans la reptation des Vers aux températures élevées.

Le ralentissement de la vitesse moyenne de la marche des Vers, puis l'arrêt de tout mouvement vers 32° est dû, en somme, à des causes analogues à celles qui produisent, au froid, les mêmes effets : à une augmentation des résistances passives qui diminuent la mobilité moléculaire et entravent les réactions.

Seulement, au chaud, ces résistances, ces entraves, sont dues non à un accroissement de la viscosité des liquides organiques, mais à une modification de la structure granulaire des albuminoïdes et autres sols, à une agglutination des grains colloïdaux qui baignent dans les liquides suspenseurs, en sont imbibés, et forment avec eux un système à liaisons, en équilibre. Les mouvements brusques, rapides, courts et discontinus sont dus sans doute à des réactions longtemps retardées entre des molécules engagées et retenues dans des grains colloïdaux trop gros (quand le *sol* commence à passer à l'état de *gel* par prise d'un réseau de grains), et qui, soudainement libérées, forment des sortes de combinaisons explosives, phénomènes rapides et discontinus.

CHAPITRE XIV

THÉORIE PHYSICO-CHIMIQUE DE LA LOI DE L'OPTIMUM DE TEMPÉRATURE DANS LES PHÉNOMÈNES BIOLOGIQUES

Quand on fait croître progressivement la température, tous les phénomènes de la vie, aussi bien ceux d'assimilation (phénomènes de synthèse constructive : croissance ou formation des réserves), que ceux de désassimilation (activité de relation), commencent d'abord par augmenter d'intensité, puis, après avoir atteint une valeur maxima pour une température déterminée, se mettent à décroître de plus en plus à mesure que le niveau thermique augmente. Dans chaque espèce animale ou végétale, chaque phénomène ou chaque fonction présente ainsi, pour son activité, un *optimum* de température. Par exemple l'optimum thermique pour l'activité motrice du Ver de terre *Allolobophora putris*, est, pour certains individus, placés, pendant un temps donné, dans certaines conditions déterminées, de 18°. C'est à cette température que sa vitesse de reptation est le plus grande. Pour la croissance du blé, l'optimum est de 29° (l'optimum dépend toujours des conditions internes de l'individu et externes du milieu. Il varie avec ces conditions).

Dans ce qui suit, je vais considérer, en particulier, les phénomènes de désassimilation, auxquels sont liés les diverses formes de l'activité de relation, et chercher à rendre compte de la loi de l'optimum thermique en m'appuyant seulement sur des faits connus et découverts indépendamment de toute tentative d'explication.

L'activité motrice, pour choisir un exemple précis, est due à la destruction des substances de réserve contenues dans les

tissus ou transportées par le sang. Elle a sa source énergétique dans la décomposition des matières dynamogènes telles que le glucose et, chez certains Invertébrés, les acides aminés.

Le passage de composés complexes, ayant un potentiel chimique élevé, à un système d'éléments simples ayant un potentiel moindre, s'accompagne d'une libération et d'une transformation d'énergie, source de toute celle qui est mise en jeu dans les actes physiologiques.

A chaque température déterminée, la vitesse de la réaction est variable : elle dépend de la quantité de la substance de réserve qui reste non transformée à l'instant considéré. Elle diminue à mesure que la quantité transformée augmente. L'intensité de l'activité physiologique particulière que l'on a en vue est proportionnelle à la vitesse de la réaction dynamogène. Supposons que celle-ci soit *simplement de nature catalytique*, et comparons les vitesses de réaction, à diverses températures, *quand une même* PROPORTION *de la substance active de réserve* (1) *a été détruite* (ce qui correspond à des temps différents à partir du commencement du phénomène, quand la température n'est pas la même).

Soit m la quantité initiale de la substance dynamogène *active* (2) contenue dans une masse donnée du tissu, *au début du fonctionnement*, à la température θ.

D'après la loi d'action de masse, on a, en désignant par v la vitesse de la réaction quand, au bout d'un temps t, une masse x de la substance de réserve se trouve transformée :

$$v = \frac{dx}{dt} = K(m - x) \qquad (1)$$

K est une constante à chaque température particulière, mais varie avec la température. En effet, d'après la loi de Van 't Hoff-Arrhénius, les vitesses de réaction, ou plus exactement le

(1) C'est-à-dire de la portion *libre* ou *utilisable* des réserves dynamogènes.
(2) C'est-à-dire sous forme actuellement utilisable.

coefficient de vitesse de réaction, varie en fonction de la température selon la loi suivante :

$$\text{Log } K = -\frac{A}{\theta} + C$$

A et C étant des constantes et θ la température.

En passant des logarithmes aux nombres et en posant $C = \text{Log } a$, on en déduit :

$$K = ea^{-\frac{A}{\theta}} \qquad (2)$$

On doit donc écrire cette valeur à la place de K dans l'équation (1).

Quand il s'agit d'un composé chimique dont la *structure* ou l'*état physique* est indépendant de la température — entre les limites où restent comprises les expériences effectuées — *m* est une constante.

Mais, les substances qui constituent les tissus des êtres vivants, ou qui sont contenues en eux, sont modifiées, dans leur état physique, par la température à laquelle ces tissus se trouvent portés — dans le cas des animaux à température variable, seuls considérés ici. — Les matières albuminoïdes du protoplasma et des liquides circulants forment des solutions colloïdales modifiées aisément par de faibles variations thermiques. On sait, en effet, que ces substances se coagulent facilement sous l'action de la chaleur, et que, par la coagulation. tous les phénomènes de la vie, tous les phénomènes physiologiques sont arrêtés. Bien avant d'arriver au point où elles se coagulent, les matières colloïdales des liquides et des tissus organiques subissent déjà, aux températures plus basses (compatibles encore avec les manifestations de la vie), des modifications importantes, décrites précédemment sous le nom d'états ou de stades de *précoagulation*. Avec l'élévation du degré thermique, les grains colloïdaux visibles individuellement à l'ultra-microscope, les grains *résolubles*, deviennent plus nombreux en même temps que les grains déjà perceptibles auparavant deviennent plus gros.

En un mot il y a agglutination et grossissement des grains colloïdaux.

En même temps, on constate chez l'être vivant, à partir d'un certain niveau thermique, que toutes les fonctions sont ralenties ou altérées : la locomotion est moins rapide ou bien elle est fractionnée en nombreuses périodes discontinues de courte durée et sujette à de rapides variations de vitesse ; la direction de marche est troublée : incertaine et manifestant des changements subits.

On peut conclure de là que les réactions dynamogènes intra-organiques sont elles-mêmes altérées et entravées par les changements de l'état physique des colloïdes, dus à l'élévation de température.

On peut supposer que les substances dynamogènes, auxquelles est due la contraction musculaire, — telles que le glucose —, sont, dans le protoplasma des êtres vivants, *en partie dissoutes* dans les liquides intermicellaires, *en partie fixées* sur les grains colloïdaux, engagées chimiquement dans les molécules qui les forment ou simplement retenues physiquement à leur surface ou dans leurs mailles par *adsorption*.

Cette partie ainsi engagée dans les grains colloïdaux est inactive dans les réactions chimiques dynamogènes. Tout au moins, pour elle, ces réactions sont-elles très diminuées par les entraves et les résistances qui s'opposent à leur développement. Seule, la partie dissoute dans les liquides, est active. La substance fixée aux grains ne s'en dégage que difficilement, d'autant plus difficilement sans doute, qu'elle est plus éloignée de la surface et que les grains sont plus gros. Or, quand on élève la température, les grains colloïdaux augmentent de nombre et grossissent. On doit donc supposer que la partie inactive, engagée dans les granulations, dépend de la température et qu'il existe une fonction de relation entre ces deux quantités.

Ainsi la quantité M de réserve dynamogène présente dans une masse donnée de tissu, au début d'un mouvement, à la température θ, se compose de deux parties : l'une dissoute,

active, m, l'autre fixée aux grains colloïdaux, inactive μ. On a : $M = m + \mu$. Appelons m_0 la quantité *dissoute* — et par suite *active* — à une température basse θ_0 prise comme repère-origine. Soit y la *fraction* de m_0, qui se trouve fixée aux grains à une autre température θ (au début d'un mouvement). La quantité de substance *inactive* au début du mouvement, quand on passe à cette température θ, se trouve donc augmentée de $m_0 y$; celle de la substance *active* a pour valeur :

$$m = m_0 - m_0 y = m_0 (1 - y)$$

y est une fonction de la température θ.

On peut supposer, en première approximation, que y est une fonction linéaire croissante de θ : ceci revient à prendre les premiers termes du développement en série de la fonction inconnue $y = f(\theta)$ —. Comme, pour une température β, le protoplasma du tissu est coagulé ou du moins que toute la matière dynamogène est sous la forme inactive, on doit avoir $y = 1$ pour $\theta = \beta$.

En outre, à la température de $\theta = \theta_0$, y doit être nul : $y = 0$. Ces deux conditions déterminent les coefficients n et p de la formule linéaire :

$$y = n\theta + p.$$

On trouve :

$$n = \frac{1}{\beta - \theta_0} \qquad p = -\frac{\theta_0}{\beta - \theta_0}$$

Si, dans la formule :

$$m = m_0 (1 - y)$$

on remplace y par son expression en fonction de θ, on trouve :

$$m = m_0 \left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right) \qquad (3)$$

En remplaçant, dans la formule générale (1) exprimant la loi d'action de masse, m par cette expression et K par sa valeur (2) qui exprime la loi d'Arrhénius, on trouve :

$$v = a.e^{-\frac{A}{\theta}} \left[m_0 \left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right) - x\right] \qquad (4)$$

x, ne reste pas le même d'une expérience à l'autre. Il dépend de la température. On veut en effet comparer, ainsi qu'il a été dit, les vitesses de réaction, *quand une même fraction de la portion* LIBRE de la substance dynamogène se trouve détruite. Or, cette portion libre dépend de la température. Si la vitesse de réaction a été mesurée, à θ_0 degrés, quand une quantité x_0 de la substance de réserve s'est trouvée détruite, la quantité x, à θ degrés, est définie par la relation :

$$\frac{x}{x_0} = \frac{m}{m_0}$$

ou

$$\frac{x}{m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)} = \frac{x_0}{m_0}$$

d'où

$$x = x_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)$$

En portant cette valeur de x dans (4), on a :

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[(m_0 - x_0)\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)\right] \tag{5}$$

a, A, m_0 et x_0 sont des constantes ; les variables sont v et θ.

Il reste à étudier la forme de la courbe :

$$v = f(\theta)$$

définie par l'équation (5), quand θ varie de θ_0 à β.

Si l'on pose :

$$m_0 - x_0 = b \qquad \frac{1}{\beta - \theta_0} = c$$

l'équation (5) devient :

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[b\left(1 - c\theta + c\theta_0\right)\right]$$

ou

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[b\left(h - c\theta\right)\right] \tag{6}$$

en écrivant h à la place de $1 + c\theta_0$, ou $h = \frac{\beta}{\beta - \theta_0}$.

Les quantités b, c, h, sont toutes les trois positives. car on a nécessairement :

$$x_0 < m_0 \qquad \theta_0 < \beta \qquad \beta > 0$$

d'après la signification même de x_0, m_0, θ_0, β.

Il ne reste plus qu'à faire l'étude mathématique de la courbe définie par l'équation (6).

Le second membre de l'équation (6) est le produit de deux facteurs : $ae^{-\frac{A}{\theta}}$ et $b(h - c\theta)$, dont l'un va en croissant avec θ. l'autre en décroissant quand θ augmente.

Quand on fait croître θ de 0 à β, la courbe (6) part de 0 et retourne à 0. Chacun des deux facteurs du second membre de (6) restant positif, la courbe passe par un maximum.

Les variations de v en fonction de θ sont résumées dans le tableau ci-contre :

θ	v
0	0
croît	croît
$-\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}$	Maximum : V
croît	décroît
β	0

Cherchons la valeur de ce maximum.

Il faut prendre la dérivée $\frac{dv}{d\theta}$ et chercher les racines de l'équation :

$$\frac{dv}{d\theta} = 0.$$

On a :

$$v'_\theta = ae^{-\frac{A}{\theta}} \frac{A}{\theta^2} (m_0 - x_0) \frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0} - ae^{-\frac{A}{\theta}} \frac{m_0 - x_0}{\beta - \theta_0}.$$

L'équation donnant les valeurs de θ qui rendent v maximum se réduit à :

$$\frac{A}{\theta^2}(\beta - \theta) = 1$$

ou

$$\theta^2 + A\theta - A\beta = 0 \qquad (7).$$

Ses racines sont :

$$-\frac{A}{2} - \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta} \quad \text{et} \quad -\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}.$$

La quantité sous le radical étant toujours positive, les deux racines sont réelles, mais une seule est positive :

$$-\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}.$$

C'est la valeur de θ qui rend la fonction v maxima. On peut écrire :

$$v'_\theta = ae^{-\frac{A}{\theta}\frac{m_0 - x_0}{\beta - \theta_0}} \cdot \left[\frac{A}{\theta^2} \cdot (\beta - \theta) - 1\right].$$

Quand θ tend vers β, le terme entre crochets tend vers -1 ; v' est négatif ; v décroît.

Pour $\theta = \beta$ on a :

$$v' = -ae^{-\frac{A}{\beta}\frac{m_0 - x_0}{\beta - \theta_0}}.$$

C'est la valeur du coefficient angulaire de la tangente au point P ($\theta = \beta$; $v = 0$).

Si l'on prend la dérivée seconde :

$$v''_\theta = Aae^{-\frac{A}{\theta}\frac{m_0 - x_0}{\beta - \theta_0}} \left[\frac{A\beta - (A + 2\beta)\theta}{\theta^4}\right], \qquad (8).$$

on voit qu'elle est négative pour $\theta = \beta$, et positive pour $\theta = \varepsilon$.

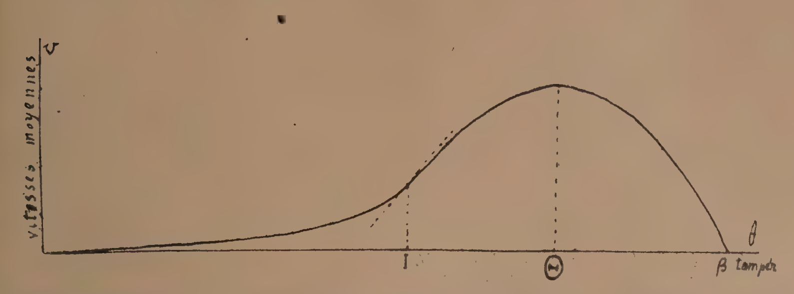
Elle change de signe pour :

$$\theta = \frac{A\beta}{A + 2\beta}.$$

Cette quantité, valeur de l'abscisse I du point d'inflexion de la courbe, est toujours plus petite que :

$$-\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}.$$

Le point I est à la gauche du point Θ. La courbe a la forme indiquée ci-contre (fig. 150).



Courbe théorique de température. Elle représente les vitesses moyennes des réactions biologiques, en fonction de la température au bout d'un temps donné.

Fig. 150.

En résumé, la discussion précédente a montré que la courbe définie par l'équation (6) :

1° Passe par un maximum pour une valeur Θ.

2° Qu'elle a un point d'inflexion entre l'origine et le sommet de la courbe. Elle devient convexe vers le haut après ce point.

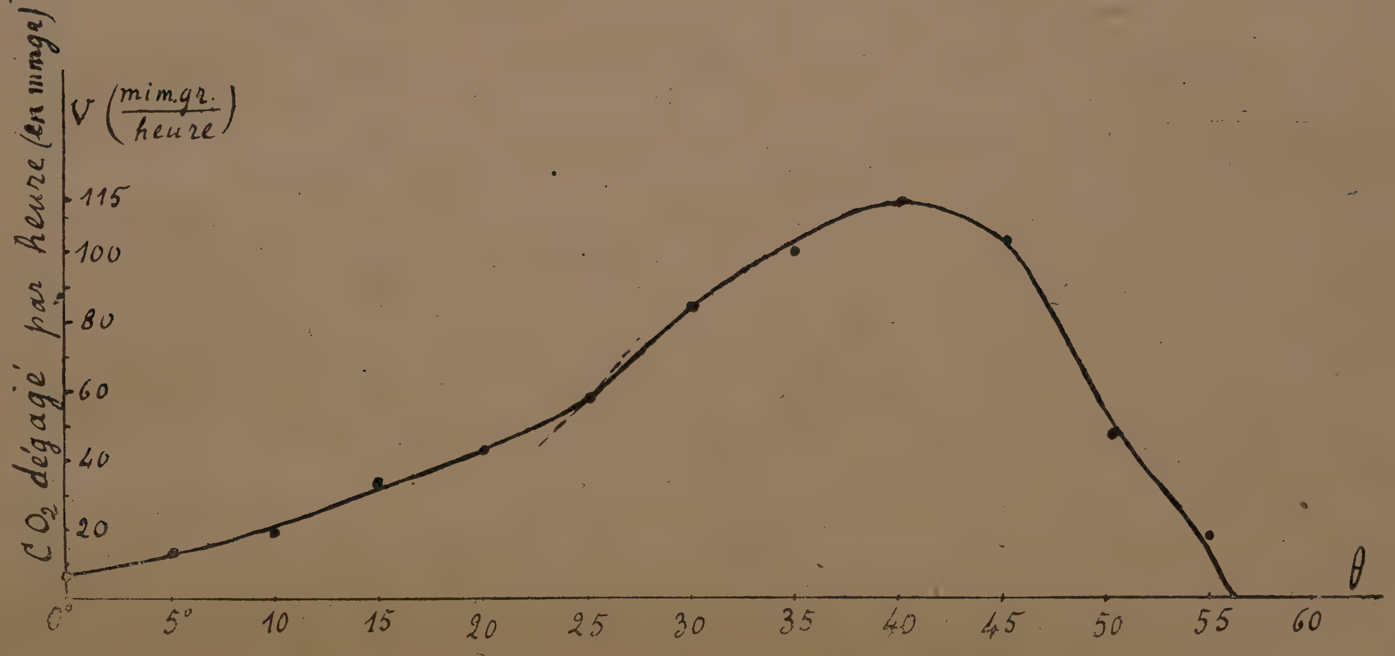
3° Qu'elle est d'abord concave vers le haut aux basses températures.

4° Qu'elle redescend plus brusquement qu'elle n'est montée, suivant un arc convexe et vient se terminer brusquement contre l'axe des abscisses.

Si l'on compare les courbes des figures 122 et 123 qui expriment, d'après les mesures effectuées pendant les expériences, les variations de la vitesse de reptation d'*Allolobophora putris*, et d'*Helix aspersa*, en fonction de la température, avec la courbe précédente (fig. 150), on voit qu'elles présentent toutes les particularités de celle-ci : point d'inflexion, maximum, concavité et convexité aux places prévues.

J'ai tracé d'autre part (fig. 151), d'après les mesures de Clausen [1], la courbe représentant le dégagement de CO_2 par

(1) Voir les données numériques de Clausen, livre I page 68.



Courbe représentant la vitesse de dégagement de CO_2 par des graines de Lupin en fonction de la température, d'après les mesures de Clausen (nombre de milligrammes de CO_2 dégagés en 1 heure par 100 grammesde graines de Lupin).

Fig. 151.

des graines de Lupin, quand on fait varier la température (nombre de milligrammes de CO_2 dégagés en 1 heure par 100 grammes de graines de Lupin).

On voit que, là encore, la courbe expérimentale présente les caractères indiqués par la théorie développée plus haut.

Enfin de nouveaux exemples sont encore fournis par les courbes (15) et (16) (*Histoire et état actuel de la question*, pages 150 et 151) figurant, d'après les expériences de Ch. Snyder, les vitesses des battements du cœur d'un chien et d'un chat, en fonction de la température et par la courbe 4 qui traduit les mesures de Rossbach (page 74).

CHAPITRE XV

THÉORIE DES LOIS DE VARIATION RYTHMIQUE DE L'ACTIVITÉ AU COURS DU TEMPS, A TEMPÉRATURE CONSTANTE

On a examiné jusqu'à présent, comment variait *en fonction de la température,* la vitesse de la réaction envisagée, au moment où *une même fraction de la substance dynamogène libre* se trouve détruite.

Voyons maintenant comment, à chaque température, varie la vitesse de réaction au cours du développement du phénomène, c'est-à-dire à mesure que la portion libre de la substance de réserve se détruit [1].

La vitesse de réaction, à la température θ, est donnée par l'équation (1) :

$$v = K(m - x). \qquad (1)$$

A une *température fixe* θ_1, K et m sont des constantes ; l'équation (1) *représente une droite.* Cette droite passe par les points :

$$A_1 \left\{ \begin{array}{l} x = m_1 \\ v = 0 \end{array} \right. \quad \text{et} \quad B_1 \left\{ \begin{array}{l} x = 0 \\ v = k_1 m_1 \end{array} \right.$$

(fig. 152).

(1) Il s'agit ici du phénomène général de consommation des réserves neuro et myo-énergétiques de l'animal, qui s'étend sur toute la journée. Ce phénomène d'usure continue est dû à des causes multiples : action prolongée de la lumière, fonctionnement ininterrompu de la vie végétative (circulation, respiration), périodes intermittentes d'activité locomotrices... s'exerçant sur un animal qui ne reçoit aucune nourriture au cours de l'expérience.

C'est un processus lent et prolongé qu'il ne faut pas confondre avec le phénomène court et intense de dépense, correspondant à une période d'activité locomotrice momentanée, phénomène que l'on fera intervenir plus loin.

Quand on considère une série de température : θ_0, θ_1... Θ, θ_p... θ_s..., K et m sont des fonctions de θ.

On a trouvé précédemment (pp. 425 et 427) :

$$K = ae^{-\frac{A}{\theta}} \quad m = m_0(1 - y) = m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right) \tag{3}$$

d'où :

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right) - x\right] \tag{4}$$

Si l'on fait varier θ de θ_0 à β, m, d'après l'équation (3), décroît de m_0 à 0. Le point A (d'abscisse m) se déplace donc sur l'axe des x (fig. 152) du point A_0 au point 0, origine des coordonnées. Le point B, situé sur l'axe des v, a pour ordonnée :

$$x = 0, \quad v_B = k.m.$$

Quand θ varie de 0 à β, m décroît tandis que k augmente. Le produit :

$$km = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)\right]$$

commence par augmenter, passe par un maximum, puis décroît jusqu'à 0, en suivant exactement la même loi (fig. 150) que celle des variations de v en fonction de θ (C'est la même équation, le facteur $m_0 - x_0$ est seulement remplacé par m_0). Le point B (fig. 152) commence donc par monter le long de l'axe Ov, puis redescend.

Quant au coefficient angulaire :

$$j = -K = -ae^{-\frac{A}{\theta}}$$

de la droite AB, il est toujours négatif et ne cesse de croître en valeur absolue. Il tend vers $-ae^{-\frac{A}{\beta}}$ quand θ tend vers β.

La diminution de la vitesse de réaction au cours de la destruction de la portion libre de la substance dynamogène, est donc représentée, aux températures θ_0, θ_1 Θ... θ_p ... θ_s, par une

série de droites $A_0 B_0$; $A_1 B_1$; $A_m B_m$; $A_s B_s$, de formule $v = -Kx + Km$, de plus en plus rapprochées de la direction verticale, comme le montre la figure ci-jointe (fig. 152).

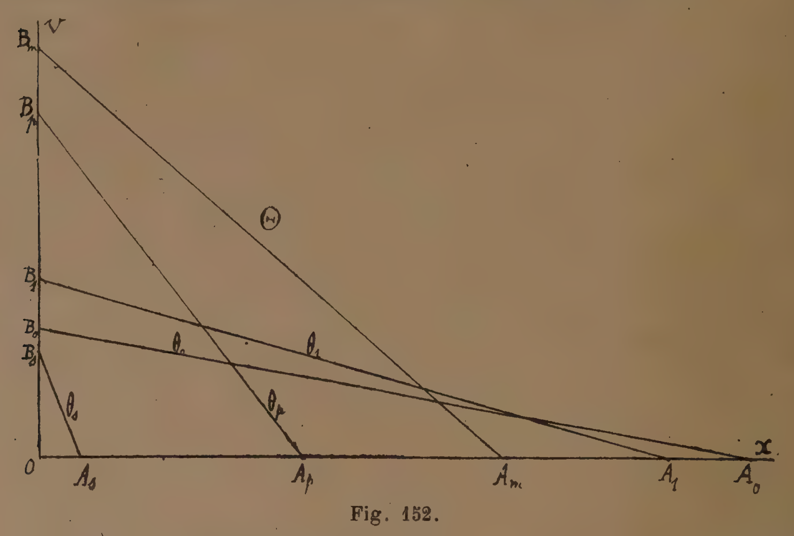


Fig. 152.

La réaction chimique dynamogène et par conséquent l'activité de l'animal, est donc de plus en plus brève, et suit une chute de plus en plus rapide à mesure que la température augmente et se rapproche de β. C'est bien ce que montre en effet l'expérience. La fonction d'assimilation chlorophyllienne, chez les Plantes, montre le même phénomène (fig. 12, page 112).

Les droites précédentes $v = K\ (m - x)$ représentent, à chaque température, les variations de la vitesse de marche *en fonction de la quantité de substance dynamogène transformée.* Il reste à présent à exprimer cette vitesse non plus en fonction de x, mais en fonction du temps t. Pour cela il faut partir de l'équation (1)

$$v = K(m - x) \qquad (1)$$

Or

$$v = \frac{dx}{dt}$$

d'où

$$\frac{dx}{dt} = K(m - x).$$

En séparant les variables, on a

$$\frac{dx}{m-x} = \mathrm{K}dt$$

ou

$$\frac{d(m-x)}{m-x} = -\mathrm{K}dt.$$

En intégrant les deux membres, on a

$$\mathrm{Log.}\,(m-x) = -\mathrm{K}t + \mathrm{C}.$$

On détermine la constante C en observant qu'au début du phénomène (c'est-à-dire pour $t=0$) aucune quantité de la partie libre de la substance de réserve n'est encore transformée ($x=0$). Donc pour $t=0$ et $x=0$. En faisant $t=0$ et $x=0$ dans l'équation précédente, on trouve :

$$\mathrm{C} = \mathrm{Log.}\, m$$

d'où

$$\mathrm{Log.}\,(m-x) - \mathrm{Log.}\, m = -\mathrm{K}t.$$

En passant des logarithmes aux nombres, on obtient

$$\frac{m-x}{m} = e - \mathrm{K}t$$

ou

$$x = m\left(1 - e^{-\mathrm{K}t}\right) \qquad (9)$$

En remplaçant x par cette valeur dans (1), on obtient :

$$v = \mathrm{K}me^{-\mathrm{K}t} \qquad (10)$$

ou

$$v = h.e^{-\mathrm{K}t} \qquad (10')$$

en posant :

$$h = \mathrm{K}m.$$

Pour $t=0$ on a : $v = \mathrm{K}m.$

Pour avoir $v=0$ il faudrait un temps infini. La vitesse de marche est, à chaque température, représentée en fonction du

temps, par une courbe exponentielle décroissante, semblable à l'une des courbes figurées ci-jointes (fig. 153).

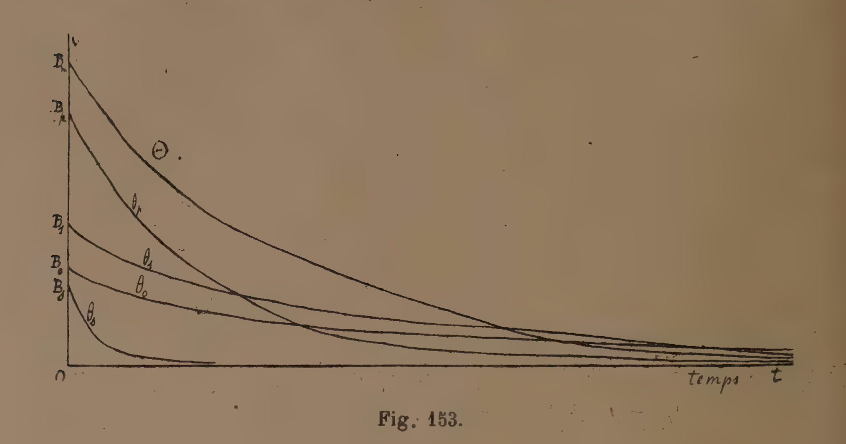
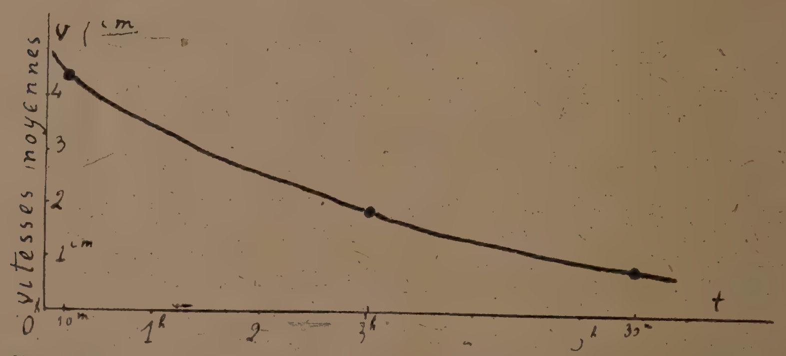


Fig. 153.

Les droites de la figure 152 sont simplement remplacées par des courbes à concavité tournée vers le haut et à faible courbure. Elles ont les mêmes points de départ sur l'axe *ov* et la



Helix aspersa, $\theta = 1°5$. Courbe de décroissance de la vitesse moyenne au cours du temps.

Fig. 154.

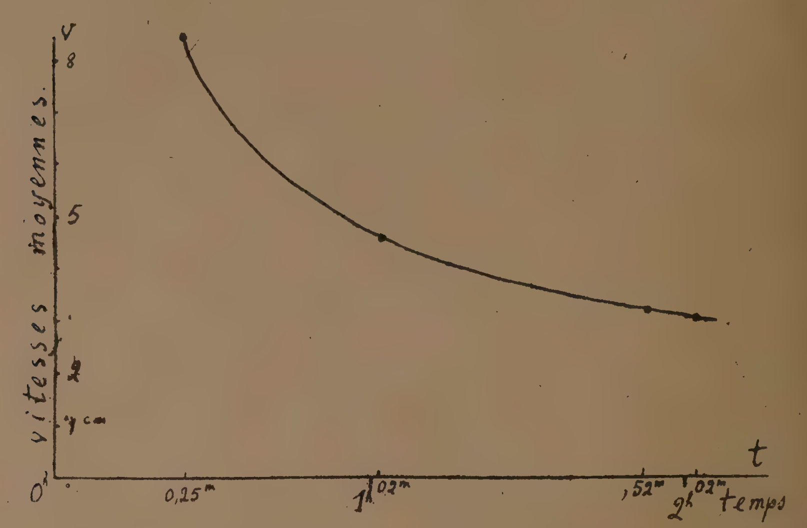
même position relative que ces droites. Ce processus de décroissance lente et continue, qui se prolonge tout le jour et qui a lieu à toute température est dû à l'épuisement produit par l'activité (activité locomotrice intermittente et activité physiologique) exhaussée par la lumière, et ne doit pas être

confondu, on l'a fait remarquer déjà, avec le phénomène bref, intense et intermittent des périodes d'activité locomotrice momentanée. Il ne faut pas davantage le confondre avec l'action prolongée de la chaleur dont les effets s'accumulent avec le temps et font décroître, eux aussi, la vitesse des activités physiologiques, suivant une loi exponentielle. Quand on prolonge, en effet, l'expérience pendant la nuit et la journée du lendemain, on voit que la courbe, le lendemain matin, remonte à un niveau bien supérieur à celui où elle était descendue la veille au soir (fig. 127). Ceci n'aurait pas lieu si la descente de la courbe théorique était due à l'action de la chaleur seule, car cette action, continuant à s'exercer pendant la nuit, de la même façon que pendant le jour, la courbe serait, le lendemain matin, à un niveau plus bas encore que le soir précédent. Au contraire, pendant la nuit, la lumière n'agissant pas, les fonctions végétatives étant ralenties et le repos étant complet et prolongé, la reconstitution des réserves l'emporte beaucoup sur les effets de la chaleur devenus minimes quand l'animal est depuis longtemps à la même température, et l'on comprend ainsi la forte élévation de la capacité locomotrice qui se révèle le matin suivant.

En outre, le lendemain, l'animal étant depuis longtemps déjà placé dans un milieu à température constante, et presque complètement en équilibre thermique avec ce milieu, la courbe théorique n'aurait plus qu'une décroissance excessivement faible. Elle serait presque horizontale. Or, ce n'est pas ce qui a lieu : elle recommence à descendre le lendemain comme la veille, avec la même courbure concave, en partant seulement d'un point moins élevé (la courbe réelle commence même par monter).

La forme des courbes ici trouvées pour chaque température maintenue constante, leur décroissance avec le temps, leur concavité tournée vers le haut, leur position réciproque, leur pente de plus en plus forte à mesure qu'on passe à des températures plus élevées, enfin leur point de départ, qui d'abord s'élève le long de l'axe des ordonnées, puis finit par s'abaisser, tous ces caractères sont bien ceux que montrent,

dans la réalité, les courbes de décroissance de la vitesse moyenne avec le temps, obtenues à chaque température, avec es Vers ou avec les Escargots (Voir les fig. 154 et 155).



Tempér. : 25° (Première série d'expériences). *Allolob. putris A.* 14 février 1910. Courbe des vitesses moyennes en fonction du temps.

Fig. 155.

Les indications de la théorie semblent donc tout à fait en accord avec les résultats fournis par l'expérience. Une nouvelle confirmation de la théorie, dans un autre domaine de la physiologie (l'assimilation de CO_2 par les plantes), est fournie par les courbes établies par Blackmann, d'après les données numériques de Miss Matthaei [livre I, page 112].

On a trouvé pour expression analytique de la vitesse en fonction du temps :

$$v = K.m.e^{-Kt} \qquad (10)$$

K et m sont des fonctions de la température, comme on l'a vu. K est donné par la loi d'Arrhénius

$$K = ae^{-\frac{A}{\theta}}$$

et m par la loi hypothétique, proposée plus haut, de la décroissance de la quantité de substance dynamogène (musculaire ou nerveuse) dissoute, proportionnellement à l'élévation de la température :

$$m = m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)$$

Si l'on remplace dans l'équation (10) K et m par leur valeur ci-dessus, on a, pour expression complète de v en fonction de la température et du temps

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)\right]e^{-a.e^{-\frac{A}{\theta}}.t} \quad (11)$$

ou

$$v = a_1 e^{-\frac{A}{\theta}}\left(\frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0}\right)e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}.t} \quad (12)$$

On va faire l'étude analytique de cette fonction de trois variables : v, θ et t, étude qui servira ultérieurement pour comparer les faits avec les suppositions théoriques que traduit l'équation (12) et à perfectionner, en la compliquant encore, l'image que l'on devra se faire du phénomène réel.

Considérons une valeur particulière θ_i de θ. On a, en posant :

$$H = ae^{-\frac{A}{\theta}} m_0\left(\frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0}\right)$$

$$v = He^{-Kt}$$



Fig. 156.

Faisons varier θ et voyons les positions relatives des courbes C_{θ_i}.

Pour

$$t = 0,$$

on a :

$$e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}.t} = e^0 = 1.$$

Donc

$$v_{(t=0)} = H.$$

Considérons séparément le facteur :

$$H = ae^{-\frac{A}{\theta}} m_0 \left(\frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0}\right)$$

Quand on fait varier θ de 0 à β on voit que H est, à un facteur constant près (m_0 au lieu de $m_0 - x_0$), la fonction de θ déjà étudiée à propos de l'optimum. Les résultats de l'étude qui en a été faite précédemment sont donc applicables.

Les variations du facteur H, en fonction de θ, sont représentées par la courbe ci-jointe (fig. 157).

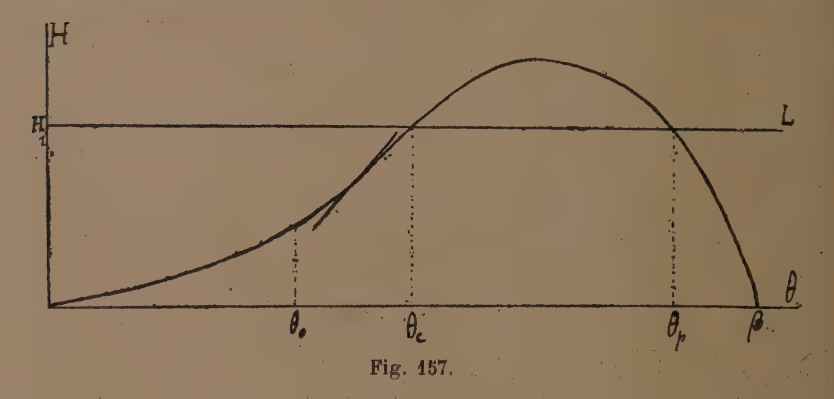


Fig. 157.

Les points de départ H_i des courbes C_{θ_i} commencent donc par s'élever sur l'axe des v (fig. 158) puis, après avoir atteint un maximum H_M pour la température optima :

$$\theta = -\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}$$

se mettent à décroître. On voit qu'une même valeur H_f de H est obtenue pour deux valeurs de θ : θ_c et θ_p, répondant l'une

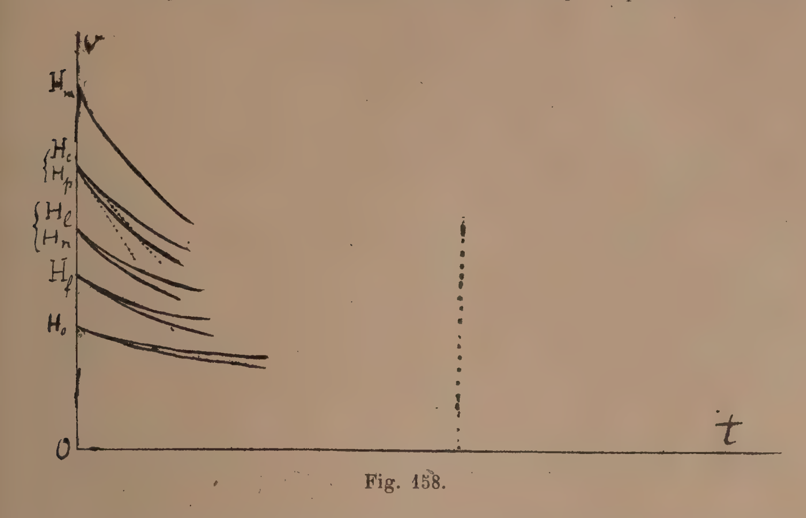


Fig. 158.

à une température inférieure à l'optimum, l'autre à une température plus élevée que l'optimum. Mais les courbes qui partent d'un même point H_f ne coïncident pas.

En effet, cherchons la direction de la tangente à l'origine. Pour cela prenons la dérivée $\frac{dv}{dt}$ de la fonction v. On a (en partant de l'expression (10) de v, p. 437) :

$$\frac{dv}{dt} = \mathrm{K}me^{-\mathrm{K}t}(-\mathrm{K}) = -\mathrm{K}^2me^{-\mathrm{K}t}$$

pour $t = 0 \quad e^{-\mathrm{K}t} = 1.$

Donc

$$\left(\frac{dv}{dt}\right)_0 = -\mathrm{K}^2m$$

le coefficient est négatif comme il fallait s'y attendre, puisque la courbe commence par s'abaisser. Ensuite, si nous prenons deux valeurs de θ, θ_c et θ_p, qui rendent H égal (c'est-à-dire pour lesquelles Km a la même valeur) on voit aisément qu'on a, en valeur absolue

$$|\mathrm{K}^2m|_{(p)} > |\mathrm{K}^2m|_{(c)}$$

pour $$\theta_p > \theta_c$$

En effet, on peut écrire

$$K^2m = (Km)K.$$

Les variations de Km sont données par la figure 157. Les deux valeurs de θ qui correspondent à la même valeur de H sont les abscisses θ_c et θ_p des points de rencontre de la droite H_iL avec la courbe. Si, à présent, nous considérons les deux valeurs de K qui correspondent aux deux valeurs θ_c et θ_p de la variable θ, nous voyons qu'elles sont fournies par la courbe *constamment croissante* représentée par la figure 159 figurant les variations de K en fonction de θ.

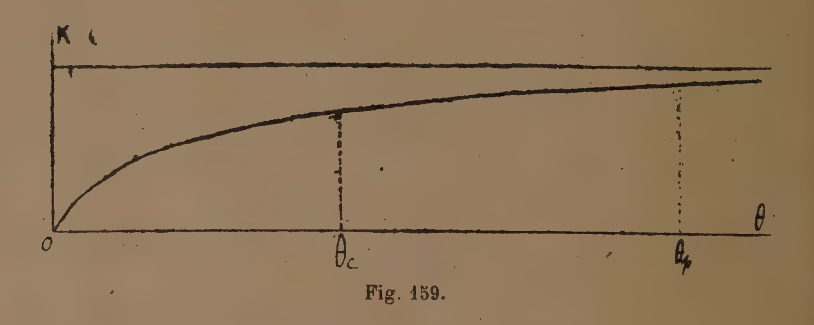


Fig. 159.

Or, on a toujours

$$K_p > K_c \qquad (\text{pour } \theta_p > \theta_c).$$

Puisque par hypothèse les deux quantités $(Km)_c$ et $(Km)_p$ sont égales, on déduit de l'inégalité précédente :

$$(Km)_p . K_p > (Km)_c . K_c$$

ou

$$(K^2m)_p > (K^2m)_c$$

d'où enfin

$$-(K^2m)_p < -(K^2m)_c.$$

Des deux courbes issues du même point H_i, celle qui correspond à la température la plus élevée, est située au-dessous

de celle qui répond à la température la plus basse. C'est ce qu'on voit sur la figure 158.

Examinons, à présent, les variations de l'inclinaison de la tangente le long des diverses courbes $v = f(\theta, t)$ répondant chacune à une valeur déterminée de θ. Pour cela, il suffit d'étudier les variations de la fonction $\frac{dv}{dt}$. On a

$$\frac{dv}{dt} = -K^2 m e^{-Kt}$$

ou

$$\frac{dv}{dt} = -a^2 m_0 e^{-2\frac{A}{\theta}} \cdot \frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t}.$$

L'expression

$$z = \left|\frac{dv}{dt}\right| \quad \left(\text{valeur absolue de } \frac{dv}{dt}\right)$$

se compose de deux facteurs :

$$K^2 m = a^2 e^{-2\frac{A}{\theta}} m_0 \frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0}$$

et

$$e^{-Kt}.$$

Le premier de ces facteurs est identique à deux facteurs

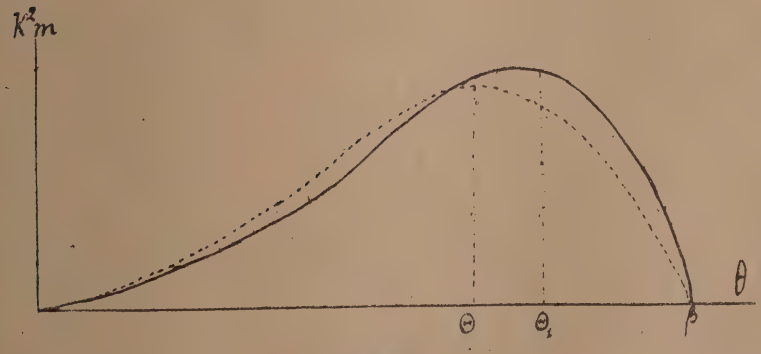


Fig. 160.

constants près : am_0 au lieu de $(m_0 - x_0)$ et 2A au lieu de A à la formule qui donne les variations de la vitesse en fonction de la température.

Les variations de K^2m sont représentées par la même courbe que celle qui donne v — c'est-à-dire par la courbe de l'optimum — un peu déplacée et déformée (fig. 160).

Le maximum de la courbe correspond à la valeur de l'abscisse

$$\theta_1 = -A + \sqrt{A^2 + 2A\beta}.$$

un peu plus grande que la valeur de θ qui rend v maximum.

Le second facteur e^{-Kt} va en décroissant à mesure que θ et t croissent, et décroît plus vite en fonction de t quand θ est grand que quand θ est petit (fig. 161).

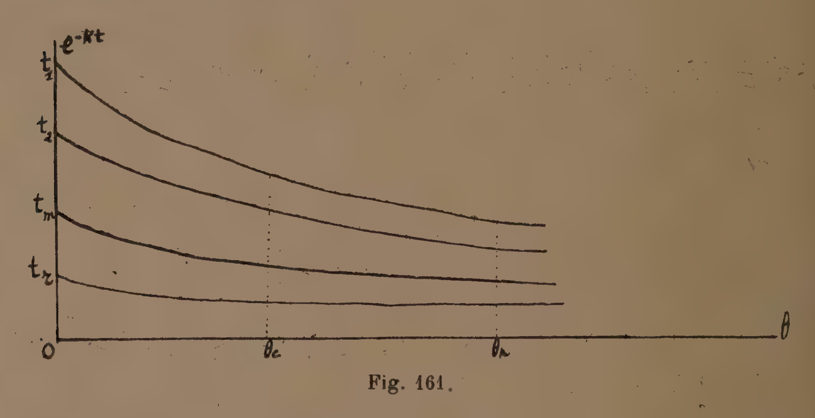


Fig. 161.

Etudions les variations de la fonction

$$z = a^2m_0e^{-2\frac{A}{\theta}}\frac{\beta-\theta}{\beta-\theta_0}e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t}$$

valeur absolue de $\frac{dv}{dt}$.

1° Pour une *valeur fixe de* θ, z décroît, quand t augmente, et ses variations sont représentées géométriquement par la courbe de la figure 156.

2° Pour une valeur particulière du temps, $t = t_1$, z varie avec θ.

Pour

$$\theta = 0 \qquad z = 0$$
$$z = \beta \qquad z = 0$$

Pour toute valeur positive de θ comprise entre 0 et β, z est positif. Donc, z partant de zéro et retournant à zéro passe par un maximum.

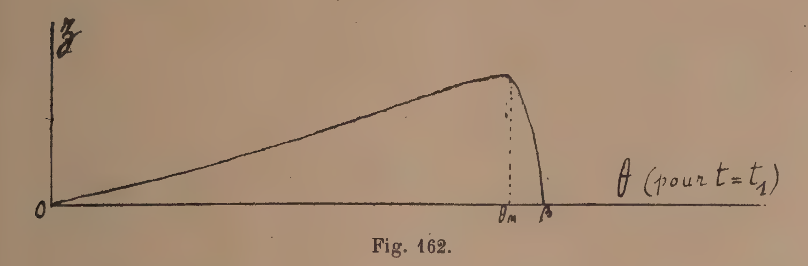


Fig. 162.

Avant de chercher ce maximum, fixons encore quelques valeurs particulières de z.

Pour $\theta = \theta_0$ on a :

$$z = a^2 m_0 e^{-2\frac{A}{\theta_0}} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta_0}} t_1} = a^2 m_0 e^{-\left(2\frac{A}{\theta_0} + ae^{-\frac{A}{\theta_0}} t_1\right)}.$$

Pour $\theta = A$, on a :

$$z = \frac{a^2 m_0}{e^2} \frac{\beta - A}{\beta - \theta_0} e^{-\frac{a}{e} t_1}.$$

Cherchons la valeur de θ qui rend z maximum. Pour cela il faut résoudre l'équation :

$$\frac{dz}{d\theta} = 0.$$

On a

$$\left\{\begin{aligned} \frac{dz}{d\theta} = a^2 m_0 e^{-2\frac{A}{\theta}} \frac{2A}{\theta^2} \frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}} t} - \frac{a^2 m_0}{\beta - \theta_0} e^{-2\frac{A}{\theta}} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}} t} \\ - a^3 m_0 \frac{At}{\theta^2} e^{-\frac{3A}{\theta}} \frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}} t} \end{aligned}\right.$$

L'équation cherchée est donc :

$$\frac{dz}{d\theta}=\frac{a^2m_0}{\beta-\theta_0}e^{-2\frac{A}{\theta}}e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t}\left[2A\frac{\beta-\theta}{\theta^2}-1-aAte^{-\frac{A}{\theta}}\frac{\beta-\theta}{\theta^2}\right]=0.$$

Les solutions de cette équation sont les valeurs de θ qui rendent nul l'un quelconque des trois facteurs en θ dont se compose le premier membre.

On trouve ainsi :

1° $\theta=0$, qui rend nul le facteur $e^{-2\frac{A}{\theta}}$.

(Le second facteur n'est jamais nul. Il ne donne donc aucune racine).

3° Le 3e facteur : $2A\frac{\beta-\theta}{\theta^2}-1-aAte^{-\frac{A}{\theta}}\frac{\beta-\theta}{\theta^2}$ égalé à zéro, après avoir été mis sous forme entière — ce qui peut ajouter la solution $\theta=0$ — donne l'équation :

$$2A(\beta-\theta)=at_1A(\beta-\theta)e^{-\frac{A}{\theta}}+\theta^2 \qquad (\alpha)$$

C'est une équation transcendante, à cause du facteur $e^{-\frac{A}{\theta}}$. Mais, quelle que soit la valeur de θ qui rende égaux ses deux membres, $e^{-\frac{A}{\theta}}$ est compris entre 0 et + 1. En donnant successivement ces deux valeurs à $e^{-\frac{A}{\theta}}$ et résolvant l'équation algébrique à laquelle se réduit alors l'équation précédente, on voit que ses solutions sont comprises entre les deux valeurs

$$\theta_{M_0}=-A\pm\sqrt{A^2+2A\beta}$$

et

$$\theta_{M_\infty}=-\frac{A}{2}(2-at_1)\pm\sqrt{\frac{A^2}{4}(2-at_1)^2+A\beta(2-at_1)}.$$

La solution avec le signe — devant le radical est à rejeter, car elle donnerait pour θ_M une valeur négative. Il reste donc une solution unique θ_M, comprise entre les valeurs :

$$\theta_{M_0} = -A + \sqrt{A^2 + 2A\beta}$$

et

$$\theta_{M\infty} = -\frac{A}{2}(2 - at_1) + \sqrt{\frac{A^2}{4}(2 - at_1)^2 + A\beta(2 - at_1)}.$$

La courbe n'a donc qu'un maximum. Pour trouver l'abscisse θ_M de celui-ci, la méthode la plus commode consiste à résoudre graphiquement l'équation transcendante (α). On peut écrire (α) :

$$\frac{2A(\beta - \theta) - \theta^2}{at_1 A(\beta - \theta)} = e^{-\frac{A}{\theta}}. \qquad (\alpha')$$

Menons 2 axes de coordonnées $O\theta$, Oy et traçons séparément

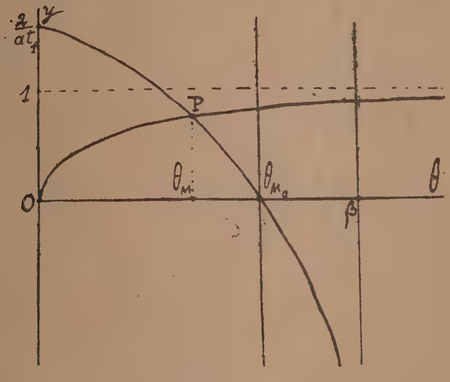


Fig. 163.

les 2 courbes

$$y = \frac{2A(\beta - \theta) - \theta^2}{at_1 A(\beta - \theta)}$$

et

$$y = e^{-\frac{A}{\theta}}.$$

L'abscisse θ_M du point P où ces courbes se rencontrent est la racine cherchée de l'équation (α).

Comme le facteur $e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}}$ décroît sans cesse dans l'expression de z, et que l'autre facteur $a^2e^{-2\frac{A}{\theta}} m_0 \frac{\beta-\theta}{\beta-\theta_0}$ décroît également au delà de l'abscisse $\Theta = -A + \sqrt{A^2 + 2A\beta}$ qui rend cette expression maxima, il s'ensuit que z décroît aussi nécessairement entre Θ et β. On a donc pour les variations de z le tableau suivant :

θ	z
0	0
θ_0	G
croît	croît
θ_M	Maximum
$-A + \sqrt{A^2 + 2A\beta}$	
croît	décroît
β	0

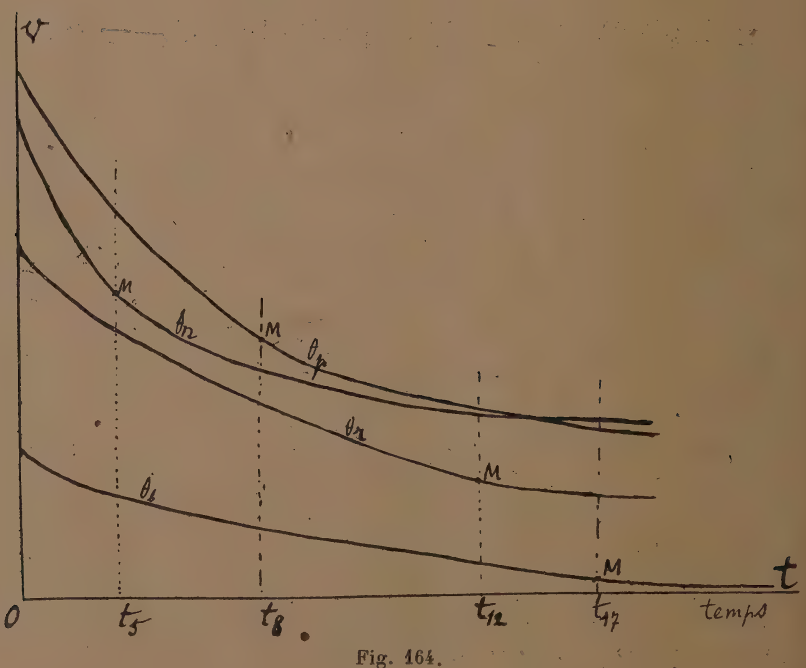


Fig. 164.

Or, les valeurs de $\frac{dv}{dt}$ sont *négatives* et égales, en valeur absolues à celles de z. Elles passent donc, pour chaque valeur particulière de t, par un minimum (un maximum négatif), pour une certaine valeur de θ, variable avec la valeur choisie pour t. Autrement dit, l'inclinaison ou pente est maxima, au temps considéré, pour l'une des courbes correspondant aux différentes valeurs de θ : la courbe θ_{i,t_K}. Pour les autres courbes se rapportant à des valeurs de la température plus basses ou plus élevées que θ_{i,t_K} l'inclinaison est moindre au temps t_K (fig. 164 et 165).

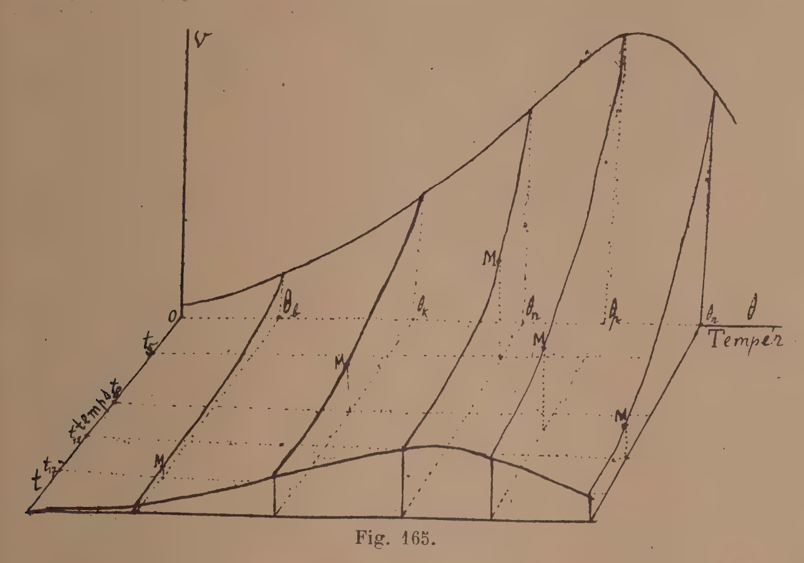


Fig. 165.

La vitesse v dépend à la fois de la température θ et du temps t qui s'est écoulé depuis que l'animal est porté à la température θ. On a

$$v = f(\theta, t).$$

Cherchons à représenter cette surface. On a trouvé :

$$v = am_0 e^{-\frac{A}{\theta}} \frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}} t}.$$

Les courbes $v = f(\theta)_{(t \text{ const.})}$ et $v = \varphi(t)_{(\theta \text{ const.})}$ sont tracées

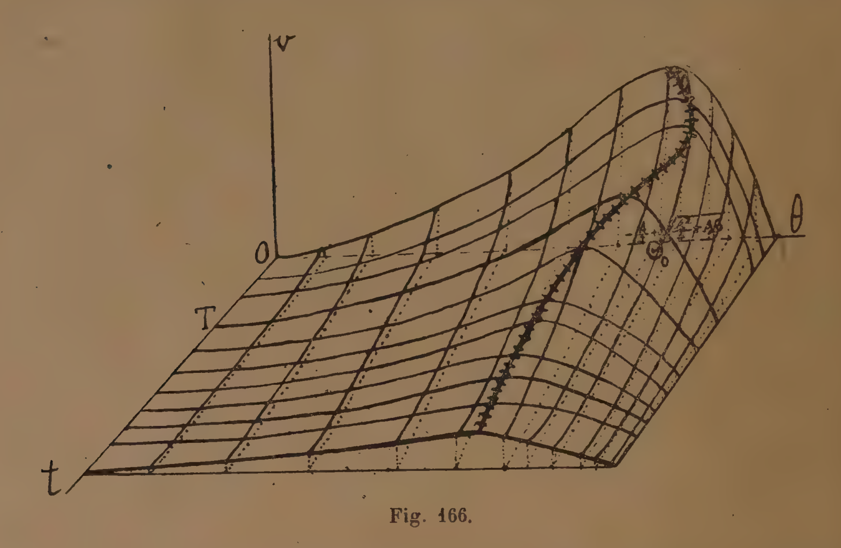


Fig. 166.

sur cette surface. Le maximum pour une valeur de t assez grande, $t = \text{T}$, est fourni par l'équation :

$$\frac{dv}{d\theta} = \frac{am_0}{\beta - \theta_0} e^{-\frac{A}{\theta}} e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}.\text{T}} \left[\frac{A(\beta - \theta)}{\theta^2} - 1 - a\text{AT}e^{-\frac{A}{\theta}} \cdot \frac{(\beta - \theta)}{\theta^2}\right] = 0.$$

ou, en laissant la solution $\theta = 0$, par la racine positive de l'équation :

$$\frac{A(\beta - \theta)}{\theta^2} - 1 - a\text{AT}e^{-\frac{A}{\theta}} \cdot \frac{\beta - \theta}{\theta^2} = 0$$

ou

$$A(\beta - \theta) = a\text{AT}(\beta - \theta)e^{-\frac{A}{\theta}} + \theta^2 \qquad (\alpha)$$

Si l'on remplace dans cette équation $e^{-\frac{A}{\theta}}$ par la valeur approchée $\frac{1}{2}$ on trouve une valeur approchée de l'équation (α). Mais pour savoir si le maximum de la courbe

$$v = f(\theta, t)_{(\text{pour } t = \text{T})}$$

correspond à une valeur de θ plus petite ou plus grande que

$$\Theta_0 = -\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}$$

il n'est pas besoin de calculer la racine de l'équation $\frac{dv}{d\theta} = 0$ (p. 452). Il suffit de remplacer dans l'expression de $\left(\frac{dv}{d\theta}\right)_{t=T}$ la variable θ par Θ_0, et de voir si $\left(\frac{dv}{d\theta}\right)_{t=T}$ est positif ou négatif. Dans le premier cas, la fonction sera encore croissante pour Θ_0. On sera donc encore en deçà du maximum. Dans le second cas la fonction sera décroissante déjà : on sera, pour $\theta = \Theta_0$ au delà du maximum de la courbe :

$$v = f(\theta, T) \qquad \text{(où } \theta \text{ est le variable)}$$

Or, pour toute valeur de θ différente de zéro, les facteurs $e^{-\frac{A}{\theta}}$ et $e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}T}$ sont essentiellement positifs, ainsi que $\frac{am_0}{\beta - \theta_0}$. Donc, il suffit de remplacer θ par $-\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta}$ dans :

$$\frac{A(\beta - \theta)}{\theta^2} - 1 - aATe^{-\frac{A}{\theta}} \frac{\beta - \theta}{\theta^2}$$

et de considérer le signe de cette expression, ou encore le signe de cette même expression multipliée par θ^2 :

$$A(\beta - \theta) - \theta^2 - aAT(\beta - \theta)e^{-\frac{A}{\theta}} \qquad (\alpha'')$$

Posons :

$$-\frac{A}{2} + \sqrt{\frac{A^2}{4} + A\beta} = \mathcal{L}$$

et substituons $\mathcal{L}$ à θ dans l'expression (α'').

On a :

$$A(\beta - \mathcal{L}) - aAT(\beta - \mathcal{L})e^{-\frac{A}{\mathcal{L}}} - \mathcal{L}^2$$

Or, on peut toujours prendre T assez grand pour que les termes négatifs soient plus grands que le terme positif A $(\beta - \mathfrak{L})$. Il suffit pour cela de prendre T assez grand pour que

$$Tae^{-\frac{A}{\mathfrak{L}}} > 1$$

ou

$$T > \frac{e^{\frac{A}{\mathfrak{L}}}}{a}$$

Donc, pour ces valeurs de t, le maximum des courbes $v = f(\theta, t)$ est réalisé pour une valeur de la température inférieure à Θ_0.

Au contraire, pour une valeur τ de t donnée par l'équation :

$$A(\beta - \mathfrak{L}) - \mathfrak{L}^2 = aA\tau(\beta - \mathfrak{L})e^{-\frac{A}{\mathfrak{L}}}$$

le résultat de la substitution est nul. Donc le maximum a lieu pour la même abscisse Θ_0 qu'au début de l'expérience $(t = 0)$. Enfin, pour les valeurs de t plus petites que celle-ci, le sommet des courbes est à gauche de l'abscisse Θ_0.

La surface représentant les variations de v en fonction de la température θ et du temps t est donnée par la figure 166.

La courbe définie par l'équation (6) [p. 428] n'est pas une isochrone. Cette courbe (qui n'est pas tracée sur la figure), prendrait la surface S en écharpe, partant d'un point de l'axe des t situé à une certaine distance de l'origine O pour s'en aller, en escaladant l'anticlinal et en se rapprochant du plan des $vO\theta$, vers les valeurs supérieures de θ.

Remarques au sujet des courbes expérimentales de décroissance de la vitesse moyenne, à température constante, en fonction du temps.

Première remarque :

Les courbes *théoriques* de variation de la vitesse en fonction du temps, à température fixe, supposent la température consi-

dérée établie déjà, dès le début de l'expérience (au temps $t = 0$), dans le corps de l'animal. Elles ne font donc intervenir :

A) ni le choc thermique qui se produit quand on introduit l'animal dans le calorimètre à une température parfois très différente de la sienne ; B) ni les phénomènes qui ont lieu pendant la période de *régime variable* pendant laquelle la température du corps de l'animal se rapproche progressivement de celle du calorimètre.

Pour ces deux causes, aux températures basses et aux températures élevées, l'activité réelle manifestée par les animaux dans les expériences se trouve, au début de celles-ci, plus forte que ne l'indique la formule théorique : aux températures inférieures, surtout parce que le corps de l'animal est encore, pendant la phase de régime variable, à une température supérieure à celle de la chambre calorimétrique à laquelle la courbe se réfère ; aux températures supérieures, surtout à cause du choc thermique, mais aussi parce que l'animal n'a pas encore pris la température élevée définitive pour laquelle l'intensité de l'activité motrice est moins forte que pour des températures un peu moins hautes.

Ces remarques rendent compte en particulier de l'extrême élévation des courbes expérimentales au début des expériences, aux très hautes températures, quand on vient d'introduire l'animal dans le thermostat.

Seconde remarque :

Explication de l'horizontalité de la courbe des vitesses de reptation à 6° pour les Vers et à 10° pour les Escargots.

Les courbes expérimentales montrent que la vitesse de locomotion reste à un niveau à peu près constant au cours du temps pour une certaine température : 6° dans le cas des Vers ; 10° environ pour *Helix aspersa*.

Or, la formule théorique (11) [p. 441] indique qu'il n'existe aucune racine en θ de l'équation $\frac{dv}{dt} = 0$, [en dehors de $\theta = \beta$ (rigidité thermique)], [1] c'est-à-dire aucune valeur de la tem-

[1] L'expression de $\frac{dv}{dt}$ est donnée page 445.

pérature pour laquelle la vitesse v conserve une valeur constante dans le temps. Il y a donc désaccord sur ce point entre la formule théorique (11) et le phénomène réel.

La courbe de décroissance générale de la vitesse moyenne au cours du temps, est due à plusieurs causes :

1° L'influence de la *chaleur* absorbée ou dégagée, qui, au cours du temps, produit de lentes modifications physiques et chimiques des substances constituant les tissus et les réserves organiques, et qui finit par les amener à l'état d'équilibre compatible avec les conditions thermiques imposées.

2° L'influence de la *lumière* au cours de la journée, influence excitatrice de toutes les fonctions de *dépense* physiologique.

3° A ces actions continues se superpose l'influence des phases intermittentes d'activité.

Chaleur.

A 6° la courbe de marche des Vers est sensiblement horizontale. Or, quand j'ai mesuré la température de la terre dans laquelle vivaient les Vers avant les expériences, j'ai trouvé précisément 6°. Il s'ensuit donc que les Vers, au moment où

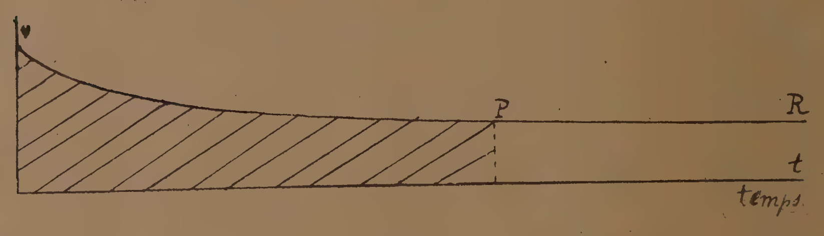


Fig. 167.

on les introduit dans le thermostat à 6°, sont, *depuis longtemps déjà*, adaptés à cette température, et que l'on se trouve, en réalité, en présence d'une portion de la courbe exponentielle très éloignée de son origine, à un endroit où la branche est devenue complètement horizontale (fig. 167, portion PR de la courbe).

Action de la lumière.

L'action de la lumière, prolongée toute la journée, se superpose, dans le cas général, à ceux de la température. Elle fait,

comme la première, baisser lentement le niveau de la courbe fictive des vitesses moyennes.

Mais à 6° (Vers) il arrive ceci : la vitesse de reconstitution du matériel énergétique (dont il n'est pas tenu compte dans l'établissement, de la formule théorique de température (1) et dont, par conséquent cette formule ne peut rendre les effets), est précisément égale à la vitesse de désintégration produite par la lumière. De sorte que ces deux actions contraires s'équilibrent presque exactement et aboutissent à un état sensiblement constant. Ce qui prouve bien la réalité de cette assertion, ce sont deux expériences faites par hasard sur *Allolobophora putris A* le 18 mars (seconde journée de l'expérience commencée le 17 mars). Les garçons du laboratoire avaient éteint, pendant mon absence, les lampes électriques qui éclairaient le thermostat et les animaux qui s'y trouvaient. En revenant, j'ai allumé l'électricité. Les mesures prises dans ces conditions, après 2 heures d'obscuration, ont montré un énorme relèvement de la valeur de l'activité motrice. Deux fois le 18 mars et une fois le 17 mars l'expérience s'est répétée et a donné les mêmes résultats (fig. 33, page 253).

Enfin, à cette température (tempér. d'adaptation initiale), les périodes d'activité motrice elles-mêmes, produisent des fluctuations de la vitesse de moindre amplitude qu'aux autres températures, comme on peut le voir sur les courbes. Au contraire, à mesure qu'on se rapproche des températures nocives élevées, l'oscillation de la courbe des vitesses réelles autour de la courbe théorique des vitesses moyenne augmente d'amplitude (*Helix aspersa*, fig. 98 et 102, pages 350 et 354).

*
* *

ONDE D'ACTIVITÉ MOMENTANÉE

Je vais chercher à analyser maintenant la cause et le mécanisme de *l'onde d'activité momentanée.*

(1) J'ai fait intervenir cette reformation dans l'explication proposée plus loin des oscillations pluri-horaires (voir page 465).

Reprenons l'une des courbes données précédemment, la courbe 131 par exemple, ou la courbe 143 (pages 406 et 408).

On voit que la vitesse de reptation, d'abord très petite, s'accélère à mesure que le temps s'écoule, et que le Ver fait des mouvements.

Il se produit une sorte d'entraînement, qui rend la marche de plus en plus rapide et facile. D'après ce qui a été dit, la vitesse des mouvements de reptation est une manifestation visible de la vitesse des réactions chimiques qui ont lieu à l'intérieur des muscles.

Donc, à mesure que la réaction chimique dynamogène se développe, les faits observés montrent qu'elle s'accélère par sa propre action, et cela jusqu'à l'instant où une certaine quantité des réserves se trouvant transformée, la vitesse des phénomènes chimiques neuro-musculaires atteint son maximum, puis se met ensuite à décroître.

Ceci, ce sont précisément les caractères des réactions *autocatalytiques*.

Qu'est-ce donc qu'une réaction autocatalytique ?

Les réactions simplement catalytiques obéissent — on l'a vu — à la loi d'action de masse. Les vitesses de ces réactions sont proportionnelles aux masses actives. Par exemple, dans le dédoublement du saccharose en glucose et lévulose par l'Invertine, si l'on appelle A la quantité initiale de saccharose et x la quantité de sucre transformée au bout d'un temps t, la vitesse de réaction à cet instant t est :

$$v = K(A - x).$$

Cette vitesse va constamment en diminuant. Elle est représentée, *en fonction de la quantité de matière transformée* x, par une ligne droite (A_1 B_1 fig. 152, page 436).

En fonction du temps la vitesse décroît, comme on l'a vu plus haut (page 437) suivant uneloi exponentielle :

$$v = KA.e^{-Kt} \qquad (10)$$

figurée par des courbes telles que celles de la figure 153 (p. 438).

Dans cette réaction, les produits de la transformation sont eux mêmes inertes, et ne hâtent pas le phénomène. Au contraire, la masse active — ici le saccharose — se détruisant, la vitesse de transformation va sans cesse en diminuant.

Mais il existe d'autres réactions appelées *autocatalytiques*, où les produits mêmes de la transformation, l'un au moins des corps qui apparaissent, est un catalyseur qui accélère la marche du phénomène.

La vitesse de ces réactions autocatalytiques obéit à une autre loi que celle des réactions à produits inertes.

La vitesse en effet, d'une part, conformément à la loi d'action de masse, est proportionnelle à la masse active restante de la substance qui se détruit, $A - x$; d'autre part. elle est proportionnelle à la masse x du produit nouveau qui apparaît. On a donc :

$$v = K.x(A - x) \qquad (13)$$

La vitesse de réaction, *exprimée en fonction de la masse de la substance nouvellement formée*, varie suivant une loi qui est représentée par une parabole à axe vertical, à convexité tournée vers le haut et dont le sommet correspond à l'abscisse $x = \frac{A}{2}$.

Mais il s'agit ici d'exprimer la vitesse de réaction v en fonction du *temps*. L'expérience donne en effet directement les valeurs de la vitesse à différents instants pendant la marche. Si l'on fait le calcul on trouve la formule suivante (1) :

$$e^{\frac{1}{2}\operatorname{Log}\frac{v}{K}} = \frac{A}{e^{\frac{1}{2}AK(t - t_1)} + e^{-\frac{1}{2}AK(t - t_1)}} \qquad (14)$$

(1) Voici la marche du calcul :
Pour exprimer v en fonction de t partons de l'équation :

$$v = K.x(A - x) \qquad (1)$$

en y joignant, pour introduire le temps, la formule

$$\frac{dx}{dt} = v \qquad (2)$$

ou, en faisant le changement de variable : $t = t_1 + T$, ce qui

On tire de là :

$$\frac{dx}{dt} = K.x(A - x)$$

ou

$$\frac{dx}{x(A - x)} = Kdt$$

En décomposant le premier membre en fractions simples, et intégrant, on a

$$\frac{1}{A}\int\frac{dx}{x} + \frac{1}{A}\int\frac{dx}{A - x} = Kt + h$$

ou

$$\frac{1}{A}[\text{Log } x - \text{Log } (A - x)] = Kt + h$$

ou enfin

$$\frac{1}{A}\text{Log}\frac{x}{A - x} = Kt + h.$$

Pour déterminer la constante d'intégration h, désignons par t_1 le temps qui s'est écoulé quand on a $x = \frac{A}{2}$, c'est-à-dire quand la moitié de la substance dynamogène libre a été transformée.

Pour $x = \frac{A}{2}$, on a $\text{Log}\frac{x}{A - x} = \text{Log } 1 = 0$.

Donc

$$0 = Kt_1 + h$$

d'où

$$h = -Kt_1.$$

Donc :

$$\frac{1}{A}\text{Log}\frac{x}{A - x} = K(t - t_1)$$

ou, en posant

$$t - t_1 = T$$

revient à prendre l'origine des axes au point t_1 (c'est-à-dire à

$$\text{Log.}\,\frac{x}{A - x} = AKT \qquad (3)$$

On peut, de cette équation, tirer Log x — Log $(A - x)$ et, de l'équat. (1), Log x + Log $(A - x)$, puis, de là, passer aux expressions de x et de $A - x$, et enfin, éliminer x. Mais il est plus court de procéder ainsi : de (3) on tire :

$$\frac{x}{A - x} = e^{AKT}$$

ou

$$\frac{x}{e^{AKT}} = \frac{A - x}{1} \qquad (4)$$

Or, on a, d'une façon générale :

$$\frac{a}{b} = \frac{c}{d} = \frac{a + c}{b + d} = \frac{\sqrt{ac}}{\sqrt{bd}}$$

En appliquant ces relations à la proportion (4) :

$$\frac{x}{e^{AKT}} = \frac{A - x}{1} = \frac{A}{e^{AKT} + 1} = \frac{\sqrt{x(A - x)}}{e^{\frac{1}{2}AKT}} = \frac{\left(\frac{v}{K}\right)^{\frac{1}{2}}}{e^{\frac{1}{2}AKT}}$$

D'où enfin :

$$\left(\frac{v}{K}\right)^{\frac{1}{2}} \frac{e^{\frac{1}{2}AKT} \times A}{e^{AKT} + 1}$$

En divisant les deux termes de la fraction par $e^{\frac{1}{2}AKT}$, et en écrivant $e^{-\frac{1}{2}AKT}$ à la place de $\frac{1}{e^{\frac{1}{2}AKT}}$, on obtient :

$$\left(\frac{v}{K}\right)^{\frac{1}{2}} = \frac{A}{e^{\frac{1}{2}AKT} + e^{-\frac{1}{2}AKT}}$$

compter le temps à partir de l'instant où la moitié de la substance active est transformée $\left(x = \frac{A}{2}\right)$:

$$e^{\frac{1}{2}\operatorname{Log}\frac{v}{K}} \frac{A}{e^{\frac{1}{2}AKT} + e^{-\frac{1}{2}AKT}}$$

ou enfin, en remarquent que $e^{\frac{1}{2}\operatorname{Log}\frac{v}{K}} = \left(\frac{v}{K}\right)^{\frac{1}{2}}$

$$\left(\frac{v}{K}\right)^{\frac{1}{2}} = \frac{A}{e^{\frac{1}{2}AKT} + e^{-\frac{1}{2}AKT}}$$

La variation de la vitesse, en fonction du temps, est représentée par une courbe en forme de bicorne symétrique par rapport à l'instant $t = t_1$, figurée ci-dessous (fig. 168).

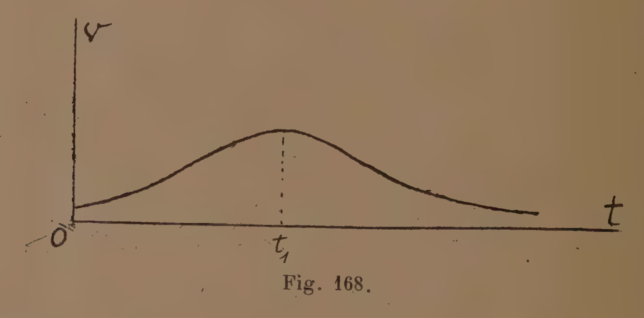


Fig. 168.

Comparons cette courbe avec celles que nous avons obtenues expérimentalement, en mesurant directement la vitesse de reptation d'un Ver de terre ou d'un Escargot, telles que les montrent les figures 130, 131, 132..... 144. Nous constatons entre elles une ressemblance frappante (Sur ces figures la forme de la courbe théorique a été tracée en traits interrompus).

Nous pouvons donc admettre que *l'onde d'activité momentanée* est l'effet perceptible d'une réaction chimique interne autocatalytique dont nous pourrons déterminer la période à chaque température.

*
* *

Si l'on compare les courbes réelles d'activité momentanée, recueillies dans les diverses expériences sur les Vers et les Escargots, avec la courbe théorique des phénomènes autocatalytiques, on voit qu'elles ne présentent pas toujours la belle simplicité de la courbe (168). C'est que la réaction autocatalytique, seule considérée en théorie, n'est que le phénomène principal. Le phénomène physiologique réel est souvent compliqué d'une foule d'autres phénomènes secondaires, de même nature ou de nature différente, donnant naissance à des inégalités, qui masquent plus ou moins, ou déforment le phénomène principal. Celui-ci, cependant, reste nettement reconnaissable dans la plupart des cas (voir les fig. 131 à 144).

Examinons quelques-unes des causes de perturbation :

1° Dans un certain nombre de courbes, la branche ascendante qui forme la première moitié de la courbe théorique est précédée d'une branche descendante. Celle-ci est due à l'excitation portée sur l'animal pendant son transport et sa mise en place à l'une des extrémités du calorimètre, avant la prise d'une mesure. Cette excitation tactile a pour effet de précipiter, dans les premiers instants, la marche de l'animal, et de porter la vitesse à une valeur supérieure à sa valeur normale de début. En un mot, l'animal réagit au contact par un mouvement accéléré de « fuite », de très courte durée (fig. 134 et 144).

Après l'extinction de cette cause perturbatrice (chute du début) commence la variation physiologique normale du mouvement.

2° Dans beaucoup de cas (températures moyennes), à cause de la rapidité de reptation de l'animal, et des dimensions limitées du calorimètre, on n'a pu obtenir qu'*une partie* de la courbe totale, la partie antérieure, comprenant soit la branche ascendante initiale seule, soit plus souvent encore celle-ci précédée de l'arc descendant, répondant à l'excitation de transport (fig. 104 B et C, p. 357 et 43, E, p. 265).

3° Aux températures élevées, on n'observe, au contraire,

que la seconde moitié de la courbe en bicorne : la branche descendante. La première partie manque [*Allolob. putris* 28° après 3 h. 44 (p. 293) et 30 h. 07 (p. 298)]. Ce qui prouve bien qu'il en est ainsi, c'est que, après sa chute, la vitesse ne remonte pas : l'animal ralentit sa marche de plus en plus, et finit par s'arrêter.

4° La courbe réelle d' « activité momentanée », tout en présentant bien l'allure générale de la courbe théorique est souvent semée d'inégalités plus ou moins importantes (fig. 130 et 134, p. 406-7).

En se bornant aux seules réactions autocatalytiques d'activité musculaire, il faut se représenter que, dans l'étendue du corps même d'un Ver, toutes les actions chimiques locales, en dépit de l'action régulatrice du système nerveux, ne se produisent pas d'une façon tout à fait concordante. Au froid, par exemple, en certaines régions de la musculature, il y a des dynamogénèses retardées, qui commencent au moment où, en d'autres points du corps, l'activité est déjà diminuée. Il y a enfin des phénomènes arrêtés, suspendus, soit par des résistances passives, soit par des résistances actives, dues à d'autres phénomènes simultanés.

A l'action de la chaleur, seul facteur physique dont j'ai parlé, il faut ajouter d'autres agents comme l'humidité, la lumière, etc., qui ont une influence énorme.

Au froid, il n'y a guère de variation de l'état hygrométrique. Mais à 20° et au delà, il faut prendre des précautions particulières contre l'action perturbatrice de la dessiccation. Quant à l'influence de l'éclairement elle est telle, que, dans l'ombre, les Vers s'arrêtent et que les coins obscurs jouent le rôle de nasse dans lesquelles s'accumulent les animaux.

Enfin, il reste encore l'action de toutes les influences passées, de toutes les circonstances de la vie, individuelle et ancestrale. Il reste aussi les déterminants héréditaires, qui font que chaque individu forme un petit monde unique, différent de tous les autres, ayant des propriétés spéciales.

THÉORIE DES OSCILLATIONS HORAIRES OU PLURIHORAIRES

Toutes les expériences, toutes les mesures de la vitesse des phénomènes moteurs recueillies et consignées dans les tableaux numériques du Livre II, ont montré que cette vitesse était variable avec la *température* et avec le *temps*.

D'autre part, théoriquement, en traduisant analytiquement les lois simples par lesquelles on a cherché à rendre compte des phénomènes observés, on est parvenu à exprimer la vitesse v par l'équation suivante :

$$v = am_0 e^{-\frac{A}{\theta}} \left(\frac{\beta - \theta}{\beta - \theta_0}\right) e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}} t} \qquad (12)$$

Cette équation à trois variables : v, θ et t, est représentée géométriquement par une surface S figurée plus haut (fig. 166, p. 452). Sur cette surface on a tracé les lignes *isochrones* et les lignes *isothermes*.

D'abord, sur cette surface, on reconnaît immédiatement la forme de la courbe *expérimentale* de l'optimum de température établie empiriquement au moyen des mesures obtenues en relevant les vitesses de reptation des Vers et des Escargots (fig. 78, 116, 117). [Voir aussi la courbe figurant les mesures de Clausen (fig. 151) et les tableaux où sont confrontés les nombres fournis par la formule théorique et les données expérimentales (Section VIII, p. 494 et 502)].

Considérons à présent une *courbe isotherme* (fig. 166, et fig. 153). Elle a bien la forme générale décroissante des courbes empiriques trouvées dans les expériences (fig. 154, 155, 176 et 12, courbe C.) — du moins aux températures basses et moyennes —. Les courbes théoriques se relèvent d'ailleurs à mesure que la température croît, jusqu'à l'optimum thermique, comme cela a lieu en réalité.

Mais les courbes réelles sont moins simples. Elles sont onduleuses et oscillent autour d'un tracé moyen figuré en pointillé.

En outre, pour les Escargots, et aussi pour les Vers, *aux très hautes températures*, la ligne réelle des vitesses moyennes, après avoir éprouvé une chute brusque, se relève ensuite et atteint un niveau assez élevé. Le bord antérieur droit de la surface montrée par la figure 166 *ne représente donc plus du tout les phénomènes réels*. C'est ce que nous avons déjà fait remarquer précédemment (pages 455 et 379) en en indiquant la raison.

Un écart assez important subsiste entre les valeurs théoriques fournies par l'équation (12) et les valeurs vraies de la vitesse que donnent les mesures. Autrement dit, l'équation (12), et la surface S qui la représente géo-

métriquement, *ne donnent qu'une première approximation des valeurs vraies de la vitesse.*

J'ai dit, précédemment, que, pour parvenir à serrer de plus près toujours dans une représentation théorique de phénomènes aussi complexes que ceux de l'activité motrice d'un être vivant, la méthode qui paraissait la plus féconde et la plus pratique était une méthode semblable à celle de l'analyse harmonique employée par les hydrographes pour l'étude des marées. Il faut considérer le phénomène complexe réel comme dû à la superposition d'un certain nombre de phénomènes simples que l'on ordonne d'après leur grandeur relative de plus en plus faible. Ceci revient à développer la fonction inconnue en série convergente, dont on cherche à déterminer expérimentalement un nombre de termes aussi grand que possible. Il faut donc reconnaître d'abord les phénomènes composants simples les plus importants et en donner une formule analytique. On a ainsi une première approximation du phénomène réel. Puis on complique cette ébauche grossière en lui ajoutant d'autres pièces qui lui font des creux ou des bosses, et en modèlent la figure.

C'est ce que nous cherchons à faire.

L'équation (12), qui synthétise trois lois simples, donne un premier terme de la série et une première approximation.

Mais il faut aller plus loin et chercher un second terme. Or les courbes réelles de décroissance de la vitesse moyenne au cours d'une durée de plusieurs heures (tracées en trait plein) montrent une oscillation rythmique régulière autour des courbes isothermes théoriques (tracées en pointillé) (voir par exemple les figures 69, 87, 176).

Il faut donc admettre l'existence d'un nouveau phénomène obéissant à une loi rythmique que l'on peut représenter provisoirement par une équation de la forme :

$$y = A \sin (\alpha t + \beta)$$

y est l'élongation de l'écart d'oscillation à un moment donné de la journée ; A, l'amplitude (élongation maxima) ; t, le temps ; β, la phase.

L'amplitude A de l'écart, comme le montrent les courbes construites d'après les observations, dépend de la température (fig. 88 et 102). Elle augmente avec elle.

Quelle est la nature du phénomène auquel est due cette fluctuation ? Est-ce un phénomène simple ? Est-ce au contraire un phénomène composé, résultant du conflit de plusieurs phénomènes simples ? Je ne puis faire que des conjectures. Néanmoins, comme les rythmes sinusoïdaux traduisent d'ordinaire des phénomènes mécaniques vibratoires, ou, d'une façon plus générale, périodiques, et comme on ne peut guère supposer l'existence de pareils phénomènes mécaniques chez les êtres vivants, j'inclinerais à admettre qu'il s'agit plutôt du conflit de deux actions antagonistes.

En effet, les phénomènes à longue période qui se déroulent dans les êtres vivants sont des phénomènes chimiques, ou physico-chimiques. Or, ceux-ci, *n'obéissant pas à la loi d'inertie*, n'ont pas la forme rythmique. Au contraire, on rencontre très fréquemment deux phénomènes antagonistes qui se déroulent simultanément et qui donnent une manifestation résultante à loi onduleuse. Ce qui appuie encore cette supposition, c'est qu'après une longue période de repos et d'obscurité, par exemple après la nuit, la courbe du phénomène se trouve reportée à un niveau bien supérieur à celui auquel elle était arrivée la veille au soir. Il faut donc rechercher les phénomènes que l'on n'a pas fait intervenir encore jusqu'à présent, traduire analytiquement la loi d'action de chacun d'eux sur l'activité locomotrice (c'est-à-dire exprimer mathématiquement les variations qu'il fait subir à celle-ci), enfin, confrontant les effets de toutes ces actions, voir s'il s'en trouve d'antagonistes, d'où résultent les oscillations de la vitesse de marche, constatées expérimentalement.

Les principaux facteurs agissant sur la vitesse moyenne de marche, dont il n'a pas encore été tenu compte jusqu'ici, sont :

PREMIER GROUPE

1° *Action de la chaleur* ECHANGÉE *entre le milieu et l'animal.*

Par suite des *modifications* profondes produites dans les *tissus* et les *liquides* de l'animal, l'équilibre thermique de celui-ci et du milieu externe n'est atteint qu'au bout d'un temps extrêmement long — on dit alors que l'animal est adapté. — L'animal absorbe donc ou perd une quantité de chaleur dont le total va en croissant avec la durée de la période considérée et dont les effets s'accumulent.

(Cette quantité dépend, bien entendu, en valeur absolue, de la température à laquelle on fait l'expérience, et de l'instant envisagé comme point de départ de la modification).

2° *Modifications intra-organiques produites par la période d'activité motrice précédente* (dernière période antérieure d'activité).

2e GROUPE

1° Action du *repos*, qui permet la reconstitution progressive des substances de réserve myodynamogènes et neuro-énergétiques ;

2° *Processus de dissolution des modifications produites par la chaleur*

Les actions du premier groupe ont pour effet de *diminuer* l'intensité de la puissance locomotrice (c'est-à-dire de diminuer la vitesse de marche, au moment où celle-ci a lieu) ; celle du second groupe, d'*augmenter* cette intensité.

EXPRESSION ANALYTIQUE DES LOIS DES PHÉNOMÈNES ET DE LA MODIFICATION QU'ELLES FONT SUBIR A LA VITESSE DE MARCHE.

1° *Action de la chaleur absorbée ou perdue par l'animal.*

Les animaux dont il s'agit ici (animaux à sang froid ou poïkilothermes) n'ayant pas de température propre, leur corps prend une série de températures qui se rapprochent progressivement de celle du milieu extérieur (maintenue constante), à mesure qu'ils absorbent ou perdent de la chaleur par contact et rayonnement. Comme les quantités de chaleur absorbée ne servent pas seulement à élever la température du corps de l'animal, *mais sont employées aussi, en partie, à produire des modifications physiques et chimiques des substances intra-organiques*, l'équilibre thermique met très longtemps à s'établir.

Cherchons à évaluer la quantité Q de chaleur absorbée par le corps de l'animal *en fonction du temps*. Pour cela on appliquera la loi de déperdition de la chaleur due à Newton : la quantité de chaleur dQ perdue ou absorbée par un corps plongé dans un milieu à température uniforme, pendant un temps infiniment petit dt, est proportionnelle à la différence des températures du corps et du milieu et au temps.

En appelant θ la température du milieu extérieur, et ζ la température variable du corps qui s'échauffe ou se refroidit (ici le corps de l'animal) et K un coefficient constant (coefficient de conductibilité), on a :

$$dQ = K(\theta - \zeta)dt \qquad (16)$$

Ici, θ est *fixe* : c'est la température, maintenue constante, du calorimètre ; ζ, température du corps de l'animal, est au contraire *variable avec le temps*. On a :

$$\zeta = f(t)$$

Pour évaluer la chaleur absorbée Q en fonction du temps, il faut donc d'abord chercher l'expression de ζ en fonction du temps. Or, en appelant c la *capacité calorifique du corps de l'animal*, on a, d'autre part, la relation :

$$dQ = c.d\zeta \qquad (17)$$

$d\zeta$ désignant l'accroissement de la température ζ pendant le temps dt. En remplaçant dans (16) dQ par sa valeur (17), on obtient l'équation :

$$cd\zeta = K(\theta - \zeta)dt \qquad (18)$$

Cette équation différentielle permet de tirer, par intégration, ζ en fonction de t. En séparant les variables on peut écrire l'équation (18)

$$\frac{d\zeta}{\theta - \zeta} = \frac{K}{c}dt$$

d'où

$$-\operatorname{Log}(\theta-\zeta)+\operatorname{Log}(\theta-\zeta_0)=\frac{K}{c}t$$

ζ_0 désignant la température initiale de l'animal au temps $t=0$.

En posant ;

$$\theta-\zeta_0=B \qquad \frac{K}{c}=h$$

et remontant des logarithmes aux nombres, on tire, de l'équation précédente :

$$\theta-\zeta=B.e^{-ht}$$

d'où

$$\zeta=\theta-Be^{-ht} \tag{19}$$

Telle est l'expressin de ζ en fonction de t.

En remplaçant ζ par cette formule dans l'équation (16), on a :

$$dQ=KBe^{-ht}dt \tag{20}$$

Il faut chercher maintenant à exprimer la variation de la vitesse de marche en fonction de la quantité de chaleur absorbée Q_t depuis l'instant $t=0$.

On va supposer, comme on l'a déjà fait à la page 426, que l'activité motrice, ou vitesse de marche, dans un milieu à température fixe θ, est proportionnelle à la substance *active utilisable*, c'est-à-dire à la substance dynamogène qui reste dissoute à chaque instant. En effet, nous avions admis alors que la substance neuro- et myo-énergétique engagée dans les grains colloïdaux, et par suite *inactive*, dépendait seulement de la température θ. En réalité elle dépend aussi du temps t, par la quantité de chaleur absorbée, et c'est cette dépendance qus nous faisons intervenir à présent.

Soit p_0 la quantité de cette substance qui existe au début de l'expérience — à la température θ — dans un tissu considéré.

Soit z la *fraction proportionnelle* de cette substance qui, au bout d'un temps t, se trouve transformée par la chaleur, et mise par elle sous une forme inutilisable (par coagulation ou prise dans les grains colloïdaux).

La substance active restante est donc :

$$p=p_0-p_0z=p_0(1-z)$$

z est une fonction du temps. Elle est en effet fonction de la quantité de chaleur absorbée Q_t et par suite de t. Nous allons supposer que z est pro-

portionnel à Q_t en première approximation. Ceci revient à prendre les premiers termes du développement en série de la fonction inconnue :

$$z = f(Q_t)$$

puisque, pour $Q_t = 0,\ z = 0.$

On a donc, dans ce cas : $z = \gamma . Q_t$ (γ désignant un coefficient constant). D'où, au temps t :

$$v = Kp = Kp_0(1 - z) = Kp_0(1 - \gamma Q_t)$$

et comme

$$Kp_0 = v_0$$

$$v = v_0 - v_0 \gamma Q_t$$

Or, de (20) on tire :

$$Q_t = \int_0^t KBe^{-ht}dt = -\frac{KB}{h}\left[e^{-ht}\right]_0^t$$

ou

$$Q_t = \frac{KB}{h}(1 - e^{-ht})$$

En remplaçant dans l'expression précédente de v, il vient :

$$v = v_0 - v_0 \frac{\gamma KB}{h}(1 - e^{-ht})$$

Si l'on pose :

$$v - v_0 = \Delta_1 v$$

on a :

$$\Delta_1 v = -\frac{v_0 \gamma KB}{h}(1 - e^{-ht}) \qquad (21)$$

quantité négative dont la valeur absolue va en croissant avec le temps. L'influence produite par la cause particulière considérée consiste donc en une diminution de la vitesse de l'activité locomotrice à mesure que le temps s'écoule.

2° *Modifications produites par la période d'activité précédente.*

Pendant la période d'activité elle-même, nous avons vu précédemment, que la réaction dynamogène avait le caractère d'une réaction autocatalytique (page 459). La vitesse de marche, pendant cette période, commence par croître, passe par un maximum, puis décroît ; elle est représentée par une courbe en forme de bicorne (fig. 168).

Mais ce qu'il nous importe, pour le moment, de rechercher, ce sont les effets de cette période d'activité *après sa cessation*.

Il y a un déficit des réserves dynamogènes, plus ou moins considérable

suivant l'intensité de l'activité et sa durée, une partie de ces réserves se trouvant consommées.

La quantité X détruite au bout du temps t', est donnée, si l'on admet que le phénomène de transformation est autocatalytique, par la formule [1] :

$$\text{Log} \frac{X}{A - X} = G.(t' - t'_1) \qquad (22)$$

où A représente la quantité initiale de substance dynamogène de réserve, G un coefficient constant à chaque température, caractérisant la vitesse de la réaction, et t'_1 le temps au bout duquel une quantité $\frac{A}{2}$ de substance se trouve transformée. De là on peut tirer l'expression de X, qui d'ailleurs n'importe pas. Il suffit de remarquer que la valeur de X peut être plus ou moins grande suivant celle du coefficient G.

Or, quand une quantité X des réserves dynamogènes se trouve détruite, l'intensité du pouvoir actuel d'activité (vitesse moyenne d'une période d'activité momentanée) est évidemment amoindrie. Ceci ressort immédiatement du rôle connu de ces substances. On peut d'ailleurs s'en assurer en remarquant que, dans une nouvelle expérience de marche, la valeur initiale analogue à A ne serait plus que $\alpha = A - X$, et qu'on obtiendrait par suite des vitesses amoindries.

2e GROUPE

1° *Action du repos qui permet la reconstitution des substances myo-dynamogènes et neuro-énergétiques.*

Par l'effet du repos, le pouvoir d'activité d'un animal, amoindri à la suite d'une période de mouvement, reprend une valeur plus élevée. L'accroissement de l'intensité d'activité qu'on peut obtenir, et de sa durée, augmente avec le temps du repos

Si l'on examine au microscope les blocs chromatiques qui renferment les corps cellulaires des centres nerveux, après une période d'activité produisant la fatigue, d'une part, et après une période de repos d'autre part, on voit que les blocs chromatiques, très diminués dans le premier cas, sont reconstitués dans le second. Si par exemple on fait l'examen, après les avoir colorés au bleu de méthylène par la méthode de Nissl, des centres nerveux d'Hirondelles, à la fin d'une journée d'été, ou au matin, après le

(1) Provenant de l'intégration, de l'équation :

$$\frac{dx}{dt} = G.x(A - x)$$

qui donne la vitesse des réactions autocatalytiques (Voir la note de la page 460).

repos nocturne, on constate que les corpuscules de Nissl se reforment pendant la période d'inactivité motrice.

Quelle est la loi de reconstitution des réserves, et, par suite, du pouvoir d'activité motrice, en fonction du temps ? On ne peut faire jusqu'à présent que des hypothèses. Nous allons supposer que la vitesse σ de RÉFECTION DES RÉSERVES est proportionnelle au déficit de celles-ci. On a (en désignant par l un coefficient constant) :

$$\sigma = l \times \text{(déficit)}.$$

Soit x la quantité de substance dynamogène *transformée*, — c'est-à-dire précisément celle qui manque, — on a :

$$\text{déficit} = x$$

d'où

$$\sigma = l.x.$$

Or, σ, la vitesse de *réfection* a pour expression : $-\dfrac{dx}{dt}$.

Donc

$$-\frac{dx}{dt} = l.x$$

d'où, en intégrant :

$$\text{Log}\, x = -lt + \text{C}.$$

Pour déterminer la constante C, on écrit qu'à l'instant $t = 0$, début de la période de repos, la quantité x de substance de réserve qui fait défaut, est égale à la quantité X_n de substance énergétique qui se trouve détruite à la fin de la période d'activité qui vient de cesser. On a donc, en faisant $t = 0$

$$\text{Log}\, X_n = \text{C}$$

d'où

$$\text{Log}\, x - \text{Log}\, X_n = -lt.$$

En passant des Logarithmes aux nombres, on a :

$$\frac{x}{X_n} = e^{-lt}$$

ou

$$x = \text{R}e^{-lt}$$

en posant

$$\text{R} = X_n.$$

La quantité de substance dynamogène non détruite ou reconstituée existant à l'instant t (pendant le repos ou l'activité), est donc $A - x$ (en appelant A la quantité des réserves énergétiques à l'origine de l'expérience, par exemple au début de la journée).

En appliquant la loi d'action de masse on a donc, en désignant par P une constante positive :

$$v = P(A - x).$$

En remplaçant x par sa formule en fonction du temps :

$$v = P.(A - Re^{-lt})$$

A l'instant $t = 0$ on a : $x = X_n = R$. D'où

$$v_0 = P(A - R)$$

On a donc

$$v = v_0 + PR(1 - e^{-lt})$$

ou

$$\Delta_2 v = D(1 - e^{-lt}) \qquad (23)$$

en posant

$$v - v_0 = \Delta_2 v$$

et $D = PR$.

Le second terme De^{-lt} va sans cesse en diminuant suivant une loi exponentielle. $D(1 - e^{-lt})$ va donc en augmentant suivant la même loi.

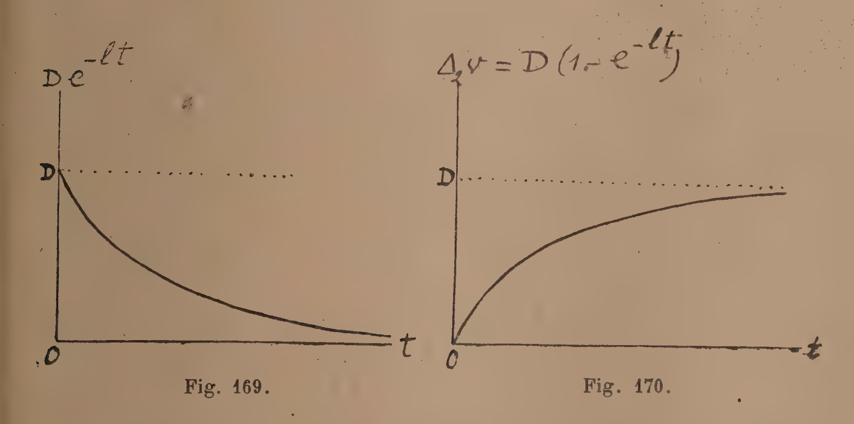


Fig. 169. Fig. 170.

2° *Processus de dissolution des modifications produites par la chaleur.*

Ce phénomène de dissolution — dont on ne connaît pas la loi — est excessivement faible, car il faut environ une semaine pour faire disparaî-

tre les modifications apportées dans le sang de l'Ecrevisse par un chauffage de 10 jours. On peut donc considérer les effets de ce processus de dissolution comme négligeables pour une durée de une ou deux heures.

Il reste donc trois phénomènes, par l'action combinée desquels il faut arriver à expliquer l'ondulation de la courbe isothermique réelle autour de la courbe théorique.

De ces trois processus, deux sont permanents : 1° l'action modificatrice de la chaleur et 2° la réparation des effets de la fatigue par le repos, c'est-à-dire la reconstitution des réserves. Le troisième est intermittent : c'est l'activité. Il a lieu par courtes périodes, séparées par des intervalles de temps assez grands.

On a vu plus haut comment l'intensité de l'activité motrice, autrement dit la vitesse de locomotion, était liée à chacun des phénomènes précédents.

Considérons d'abord les deux premières actions : l'action de la chaleur absorbée et celle du repos. Elles produisent des effets contraires sur la capacité de locomotion : l'une diminue la vitesse réalisable, l'autre l'augmente. Les lois de modification de la vitesse d'après le temps, dues à chacun des deux processus considérés *isolément*, sont les suivantes :

1° Effet de la chaleur

$$\Delta_1 v = -\frac{(v_m)_{t_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-h(t-t_0)}\right) \qquad (21)$$

en désignant par $(v_m)_{t_0}$ la valeur de la vitesse moyenne (théorique) de marche à l'instant t_0 où vient de finir une période d'activité déterminée.

2° Effet du repos :

$$\Delta_2 v = D\left(1 - e^{-\lambda(t-t_0)}\right) \qquad (23)$$

Ces deux effets étant indépendants l'un de l'autre (au moins en première approximation) la *modification subie* par la valeur $(v_m)_{t_0}$ de la vitesse théorique moyenne à l'instant t_0 sera donc la résultante des deux variations $\Delta_1 v$, $\Delta_2 v$. L'une d'elles étant positive, l'autre négative, ce sera leur somme algébrique.

Considérons l'intervalle de temps qui s'étend entre deux périodes successives d'activité locomotrice (fig. 171). Pour simplifier les notations prenons $t_0 = 0$ et $(v_m)_{t_0} = v_{m_0}$.

La loi donnant V en fonction du temps sera donc

$$V = v_{m_0} + \Delta_1 v + \Delta_2 v \qquad (24)$$

La vitesse moyenne v_m décroissant très lentement et par conséquent diminuant très peu pendant la durée de deux heures environ comprise entre deux périodes d'activité consécutives, on peut supposer pour le

moment qu'elle demeure constante pendant ce laps de temps et égale à v_{m_0}. On indiquera un peu plus loin quelle correction il faut faire subir à la

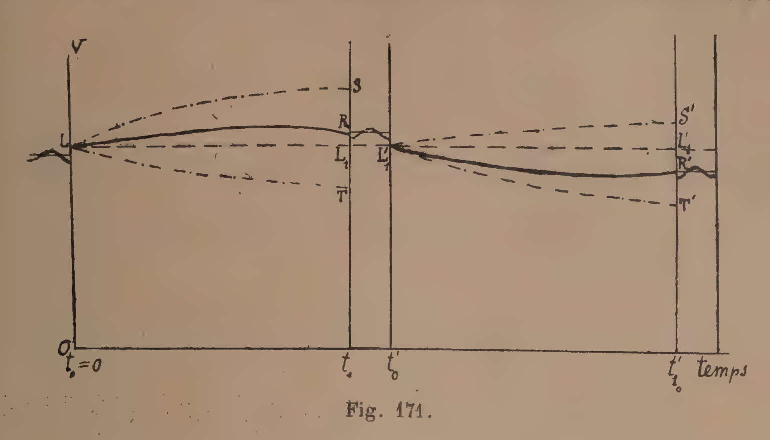


Fig. 171.

valeur v_{m_0} pour tenir compte de la diminution de la vitesse moyenne théorique avec le temps.

En remplaçant $\Delta_1 v$ et $\Delta_2 v$ par leur expression, on a donc pour V la formule :

$$V = v_{m_0} - \frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-ht}\right) + D\left(1 - e^{-\lambda t}\right) \qquad (25)$$

Considérons la courbe représentée par l'équation (25), en prenant t pour abscisse et V pour ordonnée.

Les valeurs des ordonnées V sont égales à une constante V_{m_0}, *diminuées* en chaque point d'abscisse t, de la quantité $\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-ht}\right)$ correspondante, augmentées de la quantité $D\left(1 - e^{-\lambda t}\right)$.

La constante v_{m_0} est représentée (fig. 171) par la droite LL_1 ; les quantités $\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-ht}\right)$ qu'il faut *retrancher* sont représentées par une courbe exponentielle de la forme :

$$y = a - be^{-hx}$$

dont il faut porter les ordonnées *en dessous* de la droite LL_1 ; c'est la courbe LT ; enfin les quantités $D - De^{-\lambda t}$ ont également pour lieu une courbe exponentielle de même forme dont les ordonnées doivent être portées *au-dessus* de LL_1, puisqu'elles sont à ajouter. C'est la courbe LS (fig. 171). La courbe résultante LR qui donne les valeurs de V à chaque instant, s'obtient en portant au-dessus ou au-dessous de la droite LL_1, sui-

vant qu'elle est positive ou négative, pour chaque valeur de l'abscisse t, la différence des ordonnées correspondantes des courbes LS et LT.

Suivant les valeurs relatives des coefficients des expressions

$$\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-ht}\right) \quad \text{et } D\left(1 - e^{-\lambda t}\right)$$

la courbe LR figurant les valeurs de v est croissante et située au-dessus de la courbe théorique des V_m, ou décroissante et placée au-dessous de celle-ci.

Examinons donc, en prenant à présent la droite LL_1 pour axe des abscisses, la position de la courbe :

$$u = -\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-ht}\right) + D\left(1 - e^{-\lambda t}\right)$$

par rapport à cet axe, et les variations de croissance et de décroissance de cette courbe.

On peut écrire

$$u = a + be^{-ht} + re^{-\lambda t} \qquad (26)$$

en posant

$$a = -\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h} + D \qquad b = \frac{v_{m_0}\gamma KB}{h} \qquad r = -D$$

Tout d'abord, si nous supposons que la courbe résultante LR parte du point L situé sur l'axe des abscisses, à l'origine des coordonnées, il faut admettre que $a = o$

c'est-à-dire

$$\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h} = D$$

On verra un peu plus loin que la supposition précédente n'est pas exacte en fait, et que la courbe résultante part d'un point situé tantôt au-dessus, tantôt au-dessous de la courbe théorique des vitesses moyennes.

On a, pour l'instant, à examiner les variations de la courbe :

$$u = be^{-ht} + re^{-\lambda t}.$$

Prenons sa dérivée par rapport à t. On a :

$$u'_t = -bhe^{-ht} - r\lambda e^{-\lambda t}.$$

Cherchons si cette dérivée s'annule pour une certaine valeur τ de t. La courbe aura dans ce cas un maximum ou un minimum.

On doit avoir :

$$-bhe^{-h\tau} - r\lambda e^{-\lambda\tau} = 0$$

ou

$$e^{-h\tau} = -\frac{r\lambda}{bh} e^{-\lambda\tau}$$

ou, en prenant les Logarithmes (népériens) des deux membres

$$-h\tau = -\lambda\tau + \text{Log}\left(-\frac{r\lambda}{bh}\right).$$

Les trois quantités h, λ et b sont positives, comme on va le voir bientôt, r est la quantité négative — D, donc $-\frac{r\lambda}{bh}$ est positif. Posons

$$\text{Log}\left(-\frac{r\lambda}{bh}\right) = \mu.$$

on a :

$$(\lambda - h)\tau = \mu$$

d'où

$$\tau = \frac{\mu}{\lambda - h}.$$

Voyons la signification des coefficients h, λ, r, b.

h est le rapport $\frac{K}{c}$ du coefficient de rayonnement K de la loi de Newton à la capacité calorifique c de l'animal ; λ est le coefficient de vitesse de réparation des réserves neuro-musculaires, par unité de masse de substance détruite ($\sigma = \lambda x$).

$r = -$ D. D est la quantité PR ou PX_n (puisque $X_n = P$), produit du coefficient de proportionnalité P entre la vitesse de marche et la quantité de substance dynamogène présente (page 472-3) et du facteur X_n masse de la substance active qui se trouvait détruite à la fin de la période d'activité précédente.

Enfin $b = \frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}$ dépend, outre des quantités K et h déjà définies et du coefficient de proportionnalité, de la vitesse moyenne (théorique) v_{m_0} au début de l'intervalle de temps considéré, et de $B = \theta - \zeta_0$, différence entre la température du calorimètre et la température du corps de l'animal au temps $t = 0$.

Pour que u ait un maximum ou un minimum, il faut d'abord que la quantité

$$\tau = \frac{\mu}{\lambda - h}$$

soit positive. Comme μ peut être positif ou négatif (suivant que la quantité dont il est le Log est > 1 ou < 1), il faut que μ et $(\lambda - h)$ soient de même signe, c'est-à-dire que $\mu(\lambda - h) > o$.

Si cette condition n'est pas remplie u va toujours en croissant ou en décroissant.

Examinons à présent, dans ce dernier cas, si la courbe $u = f(t)$ est croissante ou décroissante, et, dans le cas où τ a une valeur positive si la fonction u est croissante ou décroissante *avant l'instant* τ, c'est-à-dire si elle passe par un maximum ou par un minimum. Pour cela il faut considérer le signe de la dérivée u'_t. Si u'_t est positif la courbe est croissante, si u'_t est négatif elle est décroissante.

Examinons d'abord le cas où il n'y a pas de maximum ni de minimum, c'est-à-dire où

$$\mu(\lambda - h) < 0$$

Pour que la courbe u soit croissante avec le temps il faut avoir

$$\frac{du}{dt} = - bhe^{-ht} - r\lambda e^{-\lambda t} > 0$$

ou

$$- \frac{r\lambda}{bh} e^{-\lambda t} > e^{-ht}$$

ou en prenant les Log.

$$\mu - \lambda t > - ht$$

ou

$$t < \frac{\mu}{\lambda - h}$$

Comme $\frac{\mu}{\lambda - h}$ est négatif par hypothèse, t devrait être négatif, ce qui est impossible, t désignant le temps. La courbe, dans ce cas, est toujours décroissante.

Soit maintenant le cas où :

$$\mu(\lambda - h) > 0$$

c'est-à-dire où il y a un maximum ou un minimum pour la valeur τ du temps. Pour que la fonction u soit croissante avant l'instant τ il faut qu'à l'époque $\tau - \varepsilon$ (ε positif) la dérivée u'_t soit positive. On doit donc avoir

$$- \frac{r\lambda}{bh} e^{-\lambda(\tau - \varepsilon)} > e^{-h(\tau - \varepsilon)}$$

ou

$$\left(- \frac{r\lambda}{bh}\right) e^{-\lambda\tau} \times e^{\lambda\varepsilon} > e^{-h\tau} \times e^{h\varepsilon}$$

Or, pour $t = \tau$, on a

$$\left(- \frac{r\lambda}{bh}\right) e^{-\lambda\tau} = e^{-h\tau}.$$

En divisant les deux membres de l'inégalité par la quantité positive $e^{-h\tau}$ ou la quantité égale, on a :

$$e^{\lambda\varepsilon} > e^{h\varepsilon}$$

ou en prenant les logarithmes

$$\lambda\varepsilon > h\varepsilon$$

$$\lambda > h$$

puisque ε est, par définition un nombre positif.

Si au contraire λ est plus petit que h, la courbe $u = f(t)$ est décroissante avant l'instant τ et elle passe par un *minimum* pour $t = \tau$.

D'après ceci, suivant les valeurs relatives de h, et λ, la courbe :

$$u = -\frac{v_{m_0}\gamma KB}{h}\left(1 - e^{-ht}\right) + D\left(1 - e^{-\lambda t}\right)$$

est croissante ou décroissante.

Regardons la courbe *vraie* des vitesses moyennes. Nous voyons que tantôt elle monte au-dessus de la courbe théorique, tantôt elle descend au-dessous. Elle décrit autour de celle-ci une courbe onduleuse régulière sur laquelle se trouvent distribués, le plus souvent au voisinage des sommets supérieurs et inférieurs, les points qui représentent la grandeur des vitesses moyennes momentanées (voir par ex. les fig. 54 et 64).

Dans l'essai d'explication théorique jusqu'ici développé, nous n'avons fait intervenir que les deux phénomènes qui résultent de l'action de la chaleur absorbée par l'animal et de celle du repos. Or il y a un troisième phénomène, discontinu celui-là : ce sont les périodes intermittentes d'activité qui tombent en quelque sorte subitement sur les deux autres et viennent en modifier les rapports d'équilibre. Ces périodes d'activité, ce sont elles, on va le supposer, qui agissent sur les coefficients h et λ — ou sur un seul d'entre eux — et qui en changeront la grandeur relative. On aura de cette façon tantôt :

$$h > \lambda$$

tantôt :

$$h < \lambda$$

La période d'activité doit accroître le phénomène de reconstitution des réserves quand c'est l'action de la chaleur qui l'emporte, c'est-à-dire quand cette période tombe pendant une phase d'activité diminuée et réciproquement. Ou plutôt, comme on doit supposer que l'action thermique est à peu près complètement indépendante des effets de l'activité motrice, c'est uni-

quement sur *la vitesse de reformation des matériaux énergétiques neuro-musculaires* — c'est-à-dire sur λ — que porteront les modifications produites par une période d'activité.

De quelle façon ? Puisqu'après une période d'activité faible la courbe des vitesses remonte, et qu'après une période où la vitesse de marche a eu une valeur élevée, la courbe redescend, on est obligé d'admettre que l'activité motrice elle-même donne naissance à une cause, proportionnelle à sa propre intensité, qui *diminue* la vitesse de réparation des réserves dynamogènes, au cours du repos. On est de la sorte amené à faire l'hypothèse que, parmi les substances de déchet produites par l'activité musculaire se trouve un *catalyseur négatif*, dont la quantité croît avec la quantité de substance dynamogène détruite et par conséquent avec l'intensité de l'activité motrice. Donc à la suite d'une période de forte activité, la quantité du catalyseur négatif produit est forte : λ diminue et la reconstitution des réserves est lente. La courbe composante à ordonnées négatives LT

$$\Delta_1 v = -\frac{v_{m_0}\gamma \mathrm{KB}}{h}\left(1 - e^{-ht}\right)$$

représentant les effets de la chaleur, croît plus vite en valeur absolue que la courbe à ordonnées positives LS

$$\Delta_2 v = \mathrm{D}\left(1 - e^{-\lambda t}\right)$$

représentant les effets réparateurs du repos. La courbe résultante LR des

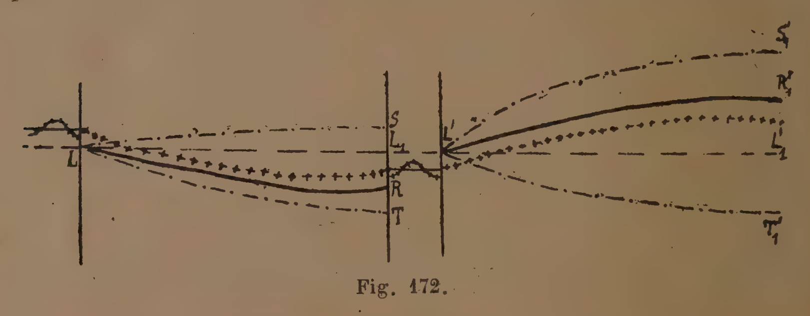


Fig. 172.

vitesse V descend alors au-dessous de la vitesse théorique moyenne V_{m_0} (fig. 172).

La période d'activité locomotrice suivante, si elle survient, comme le plus souvent, une heure ou deux plus tard, tombera donc dans une phase de puissance motrice amoindrie, et la vitesse de marche sera faible.

Inversement, à la suite de cette période d'activité faible, la quantité du catalyseur négatif produit est minime, et la réparation, toujours proportionnelle au déficit *total*, *n'étant plus entravée*, se fait beaucoup plus rapi-

dement. C'est elle alors qui l'emporte sur les effets négatifs de la chaleur et la courbe résultante $L'_1R'_1$ des vitesses V remonte bientôt au-dessus de la courbe des vitesses moyennes théoriques. La période d'activité suivante tombera donc sur une phase de capacité motrice élevée. La vitesse de marche sera grande et le phénomène alternant recommencera.

Il est important de remarquer que l'existence de ce catalyseur négatif *n'est pas une hypothèse nouvelle introduite ici.* Il s'agit en effet d'un catalyseur *négatif* pour qu'elle sorte de réaction ? Pour celle de reconstitution des réserves dynamogènes. Or, un catalyseur *positif* pour le phénomène inverse, le phénomène de destruction de ces mêmes réserves serait précisément un catalyseur négatif pour la réaction de synthèse de ces substances. Il jouerait donc le rôle voulu et conviendrait aux conditions de l'explication. Eh bien, ce catalyseur positif du processus de destruction des réserves, on l'a déjà rencontré précédemment quand on a été en quelque sorte contraint d'admettre, pour expliquer sa forme, que l'*onde d'activité momentanée* était un phénomène *autocatalytique*, c'est-à-dire un phénomène dans lequel l'un au moins des produits de la réaction est un catalyseur positif pour celle-ci.

Il reste deux compléments à ajouter, pour corriger l'approximation faite dans un but de simplification :

1° On a supposé que dans l'intervalle de temps considéré — compris entre deux périodes d'activité — la courbe théorique était une droite horizontale, c'est-à-dire que v_m restait constante ($v_m = v_{m_0}$). En réalité, la courbe théorique des vitesses moyennes décroît légèrement, suivant une loi exponentielle. Il faut donc ajouter aux deux termes correctifs $\Delta_1 v$, et $\Delta_2 v$ de la formule (24) un troisième terme $\Delta_3 v$.

D'après l'équation

$$v_\theta = K_\theta m_\theta\, e^{-K_\theta t}$$

donnant la vitesse moyenne théorique à la température θ en fonction du temps, on a :

$$\Delta_3 v = (K.m)_\theta \left[e^{-K_\theta t} - e^{-K_\theta t_0} \right]$$

L'expression de la vitesse moyenne vraie V est

$$V = V_{m_{t_0}} + \Delta_1 v + \Delta_2 v + \Delta_3 v \qquad (27)$$

2° On a admis aussi, pour simplifier, que la courbe des vitesses moyennes vraies V :

$$V = v_{m_0} + a + be^{-ht} + r^{-\lambda t}$$

avait son point de départ, à l'instant $t = 0$ (début de la période de temps envisagée), sur la ligne des vitesses moyennes ($V = v_{m_0}$ pour $t = 0$), c'est-à-dire que l'on avait (page 476).

$$a = 0$$

ou

$$\frac{v_{m_0} \gamma KB}{h} = D.$$

Or ceci n'est pas rigoureusement exact, comme le montrent les courbes expérimentales réelles.

Elles partent d'un point situé soit au-dessus soit au-dessous de la courbe théorique. Il faut donc ajouter au second membre de l'équation réduite :

$$u = b^{-ht} + re^{-\lambda t}$$

qui avait servi à étudier la fonction u, une constante (positive ou négative) ε, ce qui ne change pas la forme de la courbe, mais la déplace un peu, parallèlement à elle-même, soit vers le haut, soit vers le bas (fig. 173).

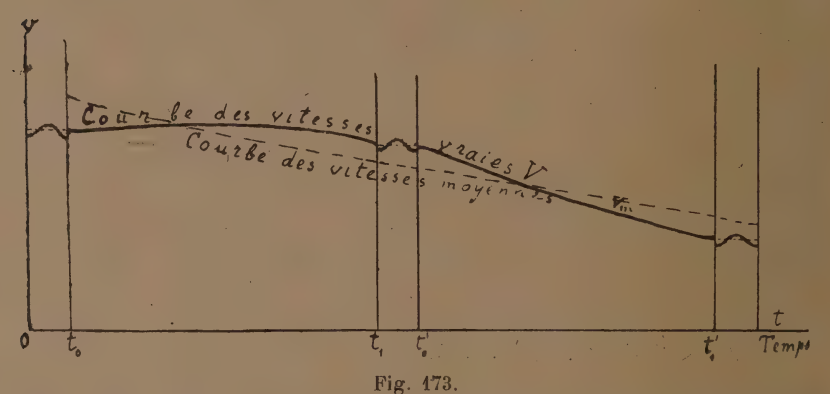


Fig. 173.

Position de la courbe moyenne des vitesses vraies par rapport à la courbe des vitesses théoriques moyennes, quand on a effectué les corrections relatives au point de départ de l'une et à l'inclinaison de l'autre.

Durant les courtes périodes d'activité locomotrices, qui séparent les intervalles de temps ci-dessus étudiés, les variations de la vitesse de marche, qui résultent d'un phénomène *autocatalytique*, sont données, à chaque instant, comme on la vu précédemment (page 462), par la courbe en bicorne qui figure géométriquement l'équation :

$$\left(\frac{v}{K}\right)^{\frac{1}{2}} = \frac{A}{e^{\frac{1}{2}AK(t-t_1)} + e^{-\frac{1}{2}AK(t-t_1)}}$$

Résumé. — En résumé l'expression de V, à la température θ, dans l'intervalle de temps qui s'étend entre l'instant t_0 où vient de finir une période d'activité momentanée et l'instant t_1 où commence la suivante est :

$$\left(V_\theta\right)_{t_0}^{t} = (Km)_\theta e^{-K_\theta t_0} - \frac{(Km)_\theta e^{-K_\theta t_0} \gamma KB}{h}\left(1 - e^{-h(t-t_0)}\right)$$

$$+ D\left(1 - e^{-\lambda(t-t_0)}\right) + (Km)_\theta \left[e^{-K_\theta t} - e^{-K_\theta t_0}\right]$$

ou

$$\left(V_\theta\right)_{t_0}^{t} = (Km)_\theta e^{-K_\theta t} - \frac{(Km)_\theta e^{-K_\theta t_0} \gamma KB_\theta}{h}\left(1 - e^{-h(t-t_0)}\right) +$$

$$+ D\left(1 - e^{-\lambda(t-t_0)}\right)$$

Si l'on envisage l'ensemble des recherches expérimentales et des développements théoriques esquissés pour expliquer les faits, on est conduit à indiquer la méthode suivante pour étudier et représenter l'activité locomotrice des animaux.

1° Il faut d'abord considérer les différentes *vitesses vraies instantanées* pour *chacune* des minutes que comprend un court intervalle de temps pris à un moment déterminé de la journée. On les obtient par des mesures directes de l'espace parcouru, minute par minute. Elles n'ont pas toutes la même grandeur. La *série* des valeurs consécutives des vitesses vraies instantanées permet d'établir la courbe de leur variation appelée *onde d'activité momentanée.*

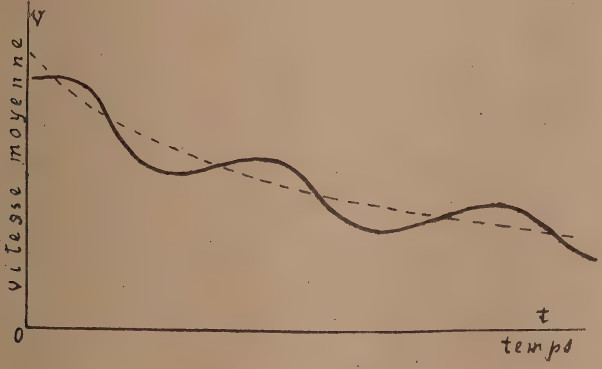


Fig. 174.

2° Au moyen des différentes valeurs des vitesses vraies, contenues dans

une onde d'activité momentanée, on calcule la *vitesse* MOYENNE *vraie* pour la durée de cette onde (3 à 10 minutes).

3° Les nombres fournis par le calcul des vitesses moyennes, varient avec le temps. En les considérant à différentes heures de la journée — ou au cours de plusieurs jours (2 ou 3) — on établira *la courbe de variation* des vitesses moyennes vraies, en réunissant les points représentant les vitesses moyennes vraies relevées un certain nombre de fois dans la journée. Cette courbe est en général onduleuse (fig. 174). Elle serpente autour d'une ligne moyenne que l'on construira. On donne à celle-ci le nom de *courbe théorique des vitesses moyennes*. On peut appeler, pour abréger l'une *courbe onduleuse*, l'autre *courbe fictive*. Celle-ci doit être approximativement la *courbe fournie* par la théorie ;

4° La courbe théorique des vitesses moyennes (ou courbe fictive), si on la considère pendant un intervalle de plusieurs jours, n'apparaît elle-même que comme un arc d'une courbe à grandes oscillations, qui ondule autour d'une autre ligne très lentement décroissante (fig. 24, 145 et 127).

On se servira de la courbe théorique des vitesses moyennes comme les astronomes se servent du moyen mouvement du Soleil ou d'un astre quelconque. Elle fournira des valeurs approchées de la vitesse. A celles-ci il faudra faire subir des corrections pour avoir les valeurs vraies. On calculera la valeur des termes de correction à ajouter aux différents instants, à l'aide d'un grand nombre d'observations qui fourniront des tables ou des formules empiriques. Il faudra enfin, dans chaque cas particulier, déterminer les données, à un moment choisi, c'est-à-dire la valeur des coefficients et la phase, à cet instant et pour ce cas. On pourra ensuite appliquer pour les époques ultérieures (du jour) les valeurs moyennes théoriques et les corrections à y ajouter pour obtenir une représentation *approchée* du phénomène vrai.

Remarques

1° Il faut choisir, pour prendre des mesures, les instants où l'animal est dans une phase d'activité. On devra toujours s'abstenir de prendre des mesures pendant que l'animal traverse une phase de *torpeur* plus ou moins complète. Les mesures prises dans ces conditions ne seraient d'aucune utilité. Elles ne donneraient aucune indication sur la valeur des vitesses ;

2° Aux *basses* températures l'oscillation de la courbe *réelle* autour de la courbe de décroissance *moyenne* est nulle ou très faible.

A mesure que la température croît, l'amplitude de l'oscillation devient plus considérable. A 20°, par exemple, avec *Hélix*, la courbe réelle subit de fortes oscillations. A la fin de l'expérience, on trouve des valeurs presque semblables à celles du commencement et très inégales.

Il semble qu'à ces températures qui surpassent déjà la température nor-

male à laquelle l'animal, à cette époque de l'année (4 mai), semblait adapté (10°), la variation de l'activité en fonction du temps est relativement faible, tandis que les influences physiologiques internes prennent une prépondérance marquée. Celles-ci n'étant plus dirigées ou masquées, les inégalités constatées sont grandes ;

3° Il y a souvent, dans le corps d'un même animal, plusieurs rythmes différents, propres chacun à un organe ou à une partie. Chaque rythme a une amplitude particulière. A un instant donné, il peut être, en outre, à une phase différente de celle d'un autre organe. Il y a donc une sorte de décalage des divers rythmes les uns par rapport aux autres, plus ou moins bien harmonisés par le système nerveux.

En résumé :

L'être vivant est un bloc de rythmes.

Voici les rythmes que j'ai pu reconnaître dans cette étude. Ce sont les rythmes primaires :

1° Onde d'activité momentanée (3 à 10 minutes) :

2° Phases alternantes d'activité et de torpeur (1/2 h. à 2 h.) ;

3° Ondulations de la courbe réelle des phases d'activité autour de la courbe moyenne journalière ;

4° Rythme nycthéméral de 24 heures ;

5° Ondulation des courbes nycthémérales *consécutives* autour d'une courbe moyenne de décroissance relative à un laps de plusieurs jours ;

6° Rythme saisonnier ;

7° Rythme annuel (diversité des résultats obtenus, en une même saison, deux années consécutives).

SECTION VIII

CHAPITRE XVI

CONFRONTATION DE LA FORMULE THÉORIQUE DE LA LOI DE VARIATION DE L'ACTIVITÉ PHYSIOLOGIQUE AVEC LES DONNÉES EXPÉRIMENTALES

On a trouvé (page 428), pour expression de la vitesse de l'activité physiologique en fonction de la TEMPÉRATURE, la formule :

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[(m_0 - x_0)\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)\right] \tag{5}$$

On peut l'écrire, en posant :

$$b = m_0 - x_0 \qquad c = \frac{1}{\beta - \theta_0} \qquad h = 1 + c\theta_0 = \frac{\beta}{\beta - \theta_0}$$

$$V = ae^{-\frac{A}{\theta}}[b(h - c\theta)] \tag{6}$$

ou, plus simplement encore, après avoir effectué les calculs, en désignant par λ le produit *abh* et par μ le produit *abc* :

$$v = e^{-\frac{A}{\theta}}(\lambda - \mu\theta) \tag{6'}$$

Dans cette formule, A, λ et μ sont des constantes, puisque m_0, x_0, θ_0 et β sont des constantes.

La formule (6') exprime la vitesse du phénomène à diverses

températures au moment où une même proportion de la substance dynamogène se trouve détruite.

Ce qui est aisément comparable dans les expériences, ce sont les vitesses au bout d'un même temps de séjour dans le thermostat, à diverses températures. La formule qui donne v en fonction de la température θ et du temps t est (page 441) :

$$v = ae^{-\frac{A}{\theta}}\left[m_0\left(1 - \frac{\theta - \theta_0}{\beta - \theta_0}\right)\right]e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t} \qquad (11)$$

Elle diffère de la formule (5) par le multiplicateur $e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t}$. On peut la mettre sous la forme :

$$v = e^{-\frac{A}{\theta}}(\lambda - \mu\theta)e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t} \qquad (11')$$

Il y a 5 paramètres à déterminer : A, a, λ, μ et le zéro des températures. Les coefficients de la formule (11′) sont extrêmement difficiles à calculer : ils sont non seulement engagés dans des équations transcendantes, mais de plus, et surtout ils sont intriqués les uns dans les autres, en sorte qu'il est presque impossible de les démêler. Il faut, pour obtenir les valeurs numériques, mettre en œuvre des méthodes d'approximation successives longues et imparfaites. Heureusement, comme on l'a déjà vu (page 452-56) l'équation (11) ou (11′) représente une courbe ayant la même forme et les mêmes caractères que celle représentée par l'équation (5) ou (6′).

Le facteur $e^{-ae^{-\frac{A}{\theta}}t}$, par lequel il faut multiplier (6′) pour avoir (11′), varie très peu [1] avec la température θ, dans les

(1) Considérons la courbe (11′) exprimant la variation de la vitesse, au bout d'un *même temps fixe* t_1, en fonction de la température. Posons.

$$a_1 = at_1 \qquad s = e^{-a_1e^{-\frac{A}{\theta}}} \qquad z = a_1e^{-\frac{A}{\theta}}$$

limites de l'expérience, pour une valeur fixe déterminée t_1 du temps. Son effet, à partir d'une température θ_n (pour laquelle on peut donner à ce facteur une valeur quelconque que l'on

On a, pour expression du facteur $e^{-a_1 e^{-\frac{A}{\theta}} t}$:

$$s = e^{-z} = \frac{1}{e^z}$$

Etudions la variation du facteur s avec θ.

Considérons d'abord l'exposant $z = a_1 e^{-\frac{A}{\theta}}$. Nous avons déjà étudié [page 444] les variations de la fonction z de θ et vu qu'elle était représentée par la courbe ci-contre (fig. 175) asymptote à la droite $z = a_1$.

Quand θ croît de la quantité $\theta_p - \theta_n = \text{CE}$, par exemple, z croît d'une

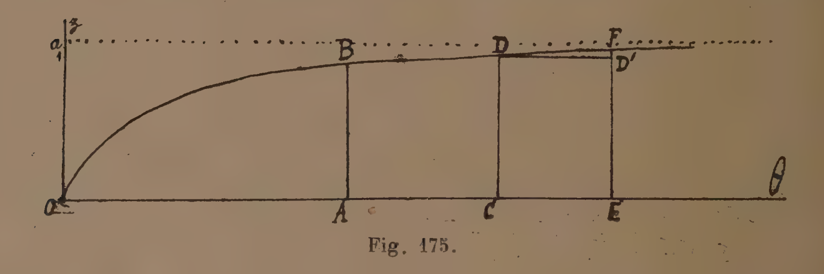


Fig. 175.

quantité très petite D'F, et cette quantité est d'autant plus faible que la température θ est plus élevée au-dessus du zéro des températures.

Comme les températures auxquelles on observe les phénomènes sont toujours très éloignées de ce point zéro de la courbe, on voit que les variations de l'exposant z avec la température sont toujours extrêmement minimes.

Dès lors, le facteur $s = e^{-z} = \frac{1}{e^z}$ varie, lui-même, d'une façon encore beaucoup plus minime quand θ augmente ou diminue. Si l'on considère la valeur s_n de s correspondant à une valeur θ_n de θ, on voit que la valeur du facteur s diminue avec une excessive lenteur pour les valeurs de la température supérieures à θ_n et augmente un peu plus vite quand on descend le long des températures inférieures à θ_n.

La formule de s montre que sa variation est d'autant plus faible que A est plus grand et que a_1 est plus petit. Or A, comme on le verra dans les calculs faits dans les pages suivantes, a toujours une valeur numérique très grande par rapport à θ.

fond ensuite dans λ et μ), est d'abaisser très légèrement la branche de la courbe (6′) aux températures supérieures à θ_n et de relever un peu plus la branche de cette courbe relative aux températures inférieures à θ_n et comprises dans les limites de l'expérience.

On pourra donc prendre, avec une exactitude suffisante, au lieu de (11′), simplement la formule (6′) dont les paramètres sont beaucoup plus aisés à calculer.

Après avoir déterminé au moyen de quatre observations particulières les valeurs numériques des coefficients A, λ, μ et le zéro thermique correspondant à une vitesse nulle s'il n'y avait pas de résistances passives intermoléculaires, on comparera les valeurs numériques fournies par la formule avec celles des expériences.

1° DÉTERMINATION DE LA FORMULE DE LA VITESSE DE REPTATION D'« HELIX ASPERSA » AUX DIVERSES TEMPÉRATURES, AU BOUT D'UN TEMPS DONNÉ.

On a donné précédemment (page 380), le tableau des vitesses moyennes de reptation d'*Helix aspersa B*, à diverses températures, observées au bout de 4 heures environ de séjour dans le calorimètre, et la courbe figurant ces vitesses a été tracée (fig. 116, p. 381). A l'aide de trois des données de ce tableau je vais calculer les coefficients A, λ et μ de la formule ;

$$v = e^{-\frac{A}{\theta}} (\lambda - \mu\theta) \qquad (6')$$

Le zéro des températures θ, — correspondant à une vitesse nulle s'il n'y avait pas de résistances passives (frottements, viscosité des liquides, faux équilibres chimiques) — a été déterminé ici graphiquement, en prolongeant la courbe jusqu'à son point de rencontre avec l'axe des températures. Ce point thermique nul a été fixé ainsi approximativement à 22° C. au-dessous du zéro centigrade [1]. On indiquera dans le deuxième

(1) En Chimie, quand on applique la formule de Van 't Hoff et Arrhénius

exemple traité plus loin — dégagement de CO^2 par les graines de Lupin — comment on peut calculer, par une méthode générale, la valeur de l'abscisse de ce point initial des températures θ, au moyen d'une quatrième donnée expérimentale.

En appelant α le nombre de degrés qui sépare ce point du zéro centigrade, et τ la température centigrade d'une expérience particulière, la température θ de celle-ci est :

$$\theta = \alpha + \tau$$

Ici, en particulier, on a :

$$\theta = 22 + \tau$$

Pour calculer les paramètres A, λ et μ de la formule (6′), prenons les logarithmes des deux membres de cette équation (log. vulgaires). Il faut d'abord remarquer que $\lambda - \mu\theta$ est toujours positif, puisque v et $e^{-\frac{A}{\theta}}$ sont toujours positifs. On a :

$$\text{log. vulg. } v = -\frac{A}{\theta} \text{ log. vulg. } e + \text{log. vulg. } (\lambda - \mu\theta)$$

on prend pour zéro des températures θ, le zéro absolu. Cela revient à dire, puisque, d'après la formule :

$$\text{Log K} = -\frac{A}{\theta} + c \qquad (1)$$

θ est nulle en même temps que K, qu'on admet par la vitesse des réactions chimiques ne serait nulle qu'au zéro absolu, s'il n'existait pas les résistances passives internes produisant les faux équilibres chimiques. Ce point, déjà en Chimie, peut être regardé comme douteux.

Pour la reptation d'un animal, ou une autre fonction physiologique motrice, cette hypothèse est certainement fausse. Il faut qu'une certaine quantité minima d'énergie soit mise en jeu dans l'organisme pour que l'animal se déplace. Son mouvement — même en l'absence de faux équilibres chimiques des substances organiques — cesserait bien avant le zéro absolu. C'est pourquoi on ne peut pas prendre pour θ les températures absolues. Il faut donc déterminer, par le calcul ou graphiquement, la température à laquelle la vitesse V s'annulerait si l'on prolongeait la courbe, c'est-à-dire en supposant que la loi de variation reste la même.

La formule (1) d'ailleurs est indépendante de la condition que θ désigne les températures absolues si l'on ne cherche pas à la déduire de la formule de thermodynamique :

$$\frac{d \text{ Log K}}{dT} = -\frac{U}{RT^2}$$

Il faut séparer l'une de l'autre les inconnues λ et μ. On peut écrire :

$$\log(\lambda - \mu\theta) = \log \lambda \left(1 - \frac{\mu}{\lambda}\theta\right) = \log \lambda + \log\left(1 - \frac{\mu}{\lambda}\theta\right)$$

On peut avoir tout de suite la valeur de $\frac{\mu}{\lambda}$ quand on connaît la température-limite supérieure β à laquelle la vitesse redevient nulle. On a en effet [formule (6), p. 428] :

$$\frac{\mu}{\lambda} = \frac{abc}{abh} = \frac{c}{h} = \frac{\frac{1}{\beta - \theta_0}}{\frac{\beta}{\beta - \theta_0}} = \frac{1}{\beta}$$

Donc :

$$1 - \frac{\mu}{\lambda}\theta = 1 - \frac{\theta}{\beta}$$

θ étant toujours inférieure à β la quantité $1 - \frac{\theta}{\beta}$ est toujours positive.

β se déduit directement de l'expérience. Soit T la température centigrade supérieure à laquelle la vitesse est nulle. On a :

$$\beta = \alpha + T$$

Ici

$$\alpha = 22^\circ \qquad T = 35^\circ$$

donc

$$\beta = 57$$

On a donc finalement l'équation :

$$\log v = -\frac{A}{\theta}\log e + \log \lambda + \log\left(1 - \frac{\theta}{\beta}\right)$$

Pour déterminer A et λ on utilisera les deux couples suivants de données expérimentales :

Pour $\tau_1 = 0^\circ5$ C. c'est-à-dire $\theta_1 = 22^\circ5$, on a trouvé $v_1 = 1{,}67$
— $\tau_2 = 20^\circ$ C. — $\theta_2 = 42^\circ$ — $v_2 = 7{,}71$

On aura ensuite μ par la formule :

$$\mu = \frac{\lambda}{\beta}$$

On a ainsi les trois équations suivantes :

$$\log 1{,}67 = -\frac{A}{22{,}5} \times 0{,}434 + \log \lambda + \log\left(1 - \frac{22{,}5}{57}\right) \quad (1)$$

$$\log 7{,}71 = -\frac{A}{42} \times 0{,}434 + \log \lambda + \log\left(1 - \frac{42}{57}\right) \quad (2)$$

$$\mu = \frac{\lambda}{57} \quad (3)$$

1° Calcul de A

Si l'on retranche (1) de (2) après avoir remplacé log 1,67 et log 7,71 par leur valeur, on a :

$$0{,}88705 - 0{,}22272 = 0{,}434 \times \frac{19{,}5}{945} A + \log\left(\frac{15}{57}\right) - \log\left(\frac{34{,}5}{57}\right)$$

ou

$$0{,}66433 = 0{,}00895\ A + 1{,}17609 - 1{,}53782$$

$$0{,}00895\ A = 0{,}66433 + 0{,}36173$$

$$A = \frac{102\ 606}{895} = 114{,}643$$

2° Calcul de λ

L'équation (2) donne, quand on y remplace A par 114,643 :

$$0{,}88705 = -\frac{0{,}434 \times 114{,}643}{42} + \log \lambda - 0{,}57978$$

ou

$$0{,}88705 = -1{,}18464 + \log \lambda - 0{,}57978$$

$$\log \lambda = 2{,}65147$$

d'où

$$\lambda = 448{,}2$$

3° *Calcul de* μ

On a :

$$\mu = \frac{\lambda}{57} = \frac{448,2}{57}$$

$$\mu = 7,86$$

Equation de la courbe

L'équation de la courbe est donc :

$$v = e^{-\frac{114,643}{\theta}} (448,2 - 7,86 . \theta)$$

Vérification de la formule aux températures autres que celles qui ont servi au calcul des paramètres

1° Pour $\tau = 4°$ C. ($\theta = 22 + 4 = 26°$) on a trouvé expérimentalement $v = 2,55$. Cherchons la valeur que donne la formule quand on y fait $\theta = 26$. On a :

$$v = e^{-\frac{114,643}{26}} (448,2 - 7,86 \times 26)$$

$$v = e^{-\frac{114,643}{26}} \times 243,84$$

$$\log v = -\frac{114,643}{26} \times 0,434 + \log 243,84$$

$$\log v = -1,91365 + 2,38710$$

$$\log v = 0,47345$$

d'où

$$v = 2,97.$$

2° Pour $\tau = 10°$ C. ($\theta = 22 + 10 = 32$) on a observé $v = 5,30$. Faisons $\theta = 32$ dans la formule. On a :

$$v = e^{-\frac{114,643}{32}} (448,2 - 7,86 \times 32)$$

$$v = e^{-3,582} \times 196,68$$

$$\log v = -3{,}582 \times 0{,}434 + \log 196{,}68$$

$$\log v = -1{,}55459 + 2{,}29376$$

$$\log v = 0{,}73917$$

d'où

$$v = 5{,}49.$$

3° Pour $\tau = 28°$C. ($\theta = 22 + 28 = 50°$) on a observé $v = 5{,}37$, point situé sur la descente de la courbe. Voyons ce que donne la formule. On a :

$$v = e^{-\frac{114{,}643}{50}} (448{,}2 - 7{,}86 \times 50)$$

$$v = e^{-2{,}2928} \times 55{,}2$$

$$\log v = -2{,}2928 \times 0{,}434 + \log 55{,}2$$

$$\log v = -0{,}99507 + 1{,}74194$$

$$\log v = 0{,}74687$$

d'où

$$v = 5{,}58.$$

4° Pour $\tau = 1°5$ C. ($\theta = 22 + 1{,}5 = 23°5$) on a observé $v = 1{,}91$. Le calcul de la formule donne $v = 2{,}01$.

Le résultat de la comparaison des valeurs observées et des valeurs calculées par la formule fourni par le tableau suivant :

Tempér. centigr. τ	$\theta = 22 + \tau$	v *observé*	v *calculé*
0°5	22,5	1,67	1,67
1°5	23,5	1,91	2,01
4°	26	2,55	2,97
6°	28	3 [1]	3,8
10°	32	5,30	5,49
20°	42	7,71	7,71
28°	50	5,37	5,58
35°	57	0	0

[1] Une seule observation.

2° DÉTERMINATION DE LA FORMULE DE L'ACTIVITÉ DE DÉGAGEMENT D'ACIDE CARBONIQUE PAR LES GRAINES DE LUPIN A DIVERSES TEMPÉRATURES.

Clausen (1) a mesuré la quantité de CO^2 dégagée en 1 heure par 100 grammes de graines de Lupin à diverses températures. Il a condensé dans le tableau suivant les résultats de ses expériences.

Températures C	CO^2 en milligrammes
0°	7,27
5°	13,86
10°	18,11
15°	34,37
20°	43,55
25°	58,76
30°	85,00
35°	100,00
40°	115,90
45°	104,45
50°	46,20
55°	17,70

La courbe représentant le dégagement du CO^2 en fonction de la température a été figurée à la page 432.

Il s'agit de calculer les paramètres de l'équation (6') qui doit donner les valeurs de l'activité respiratoire des graines, mesurée par le dégagement de CO^2 pendant un même laps de temps, en fonction de la température θ.

Il y a en tout 4 paramètres à fixer : A, λ, μ, et le zéro des températures θ, correspondant à $v = 0$. On devra donc utiliser quatre couples de valeurs θ, v.

La première chose à calculer est le zéro des températures θ. Soit α le nombre de degrés qui le sépare du zéro centigrade ; autrement dit soit α la température (en degrés C.) de la glace fondante dans la nouvelle échelle thermométrique.

(1) Clausen : *Landwirtschaftliche Jahrbücher*, vol. XIX, p. 893, 1890. Rapporté dans J. Lœb : *Dynamique des phénomènes de la Vie*, trad. Schœffer et Daudin, p. 194 (Paris, Alcan).

Les mesures de Clausen ne donnent pas la valeur de α, c'est-à-dire la température à laquelle le dégagement de CO^2 est nul.

On pourrait déterminer α graphiquement, comme on l'a fait dans l'exemple précédent, en prolongeant la courbe jusqu'à son point de rencontre avec l'axe des abscisses. Nous allons, cette fois, calculer le paramètre α en partant de données relatives à des températures observées.

Mais auparavant il est nécessaire d'appeler l'attention sur une question importante : la façon de choisir parmi les données expérimentales dont on dispose, celles qui fourniront les déterminations des paramètres représentant le mieux les résultats expérimentaux, c'est-à-dire la courbe cherchée.

Sur le choix des données numériques servant au calcul des paramètres α, A, λ *et* μ.

Il faut utiliser les données relatives à quatre températures (1).

1° La température la plus basse τ_1 à laquelle ont été faites les mesures. Elle sert, avec les trois autres températures choisies à fixer la valeur du paramètre α.

2° La température τ_2 du point d'inflexion doit être introduite pour fixer le galbe particulier de la courbe et sa plus ou moins rapide ascension.

Combinée avec τ_3 elle détermine la valeur de A et la valeur de λ.

3° La température optima τ_3 donne le point le plus élevé de la courbe : son sommet.

Combinée avec τ_2 elle fournit les valeurs de A et de λ.

4° Enfin la température T, limite thermique supérieure, fixe le point final de la courbe et la valeur de $\frac{\mu}{\lambda}$ dont dépend la pente de la branche descendante.

DÉTERMINATION ANALYTIQUE DE α

On a d'une façon générale, en désignant par τ la température centigrade d'une expérience :

$$\theta = \alpha + \tau$$

(1) τ désigne les températures centigrades.

En prenant les log vulgaires de la formule (6′) et remplaçant θ par $\alpha + \tau$, on trouve :

$$\log v = -\frac{A}{\alpha + \tau} 0,434 + \log \lambda + \log \left[1 - \frac{\mu}{\lambda}(\alpha + \tau)\right]$$

D'autre part on a :

$$\frac{\mu}{\lambda} = \frac{1}{\beta} = \frac{1}{\alpha + T}$$

En remplaçant $\frac{\mu}{\lambda}$ par cette valeur dans l'équation précédente, on obtient :

$$\log v = -\frac{A}{\alpha + \tau} \times 0,434 + \log \lambda + \log \left[1 - \frac{\alpha + \tau}{\alpha + T}\right]$$

Calcul de α

Soient deux températures centigrades τ_1 et τ_3 auxquelles on a observé les valeurs v_1 et v_3 de v.

On a les deux équations

$$\log v_1 = -\frac{A}{\alpha + \tau_1} \times 0,434 + \log \lambda + \log \left[1 - \frac{\alpha + \tau_1}{\alpha + T}\right] \quad (1)$$

$$\log v_3 = -\frac{A}{\alpha + \tau_3} \times 0,434 + \log \lambda + \log \left[1 - \frac{\alpha + \tau_3}{\alpha + T}\right] \quad (2)$$

En retranchant la seconde de la première on élimine λ.

On trouve ainsi :

$$\log v_1 - \log v_3 + A \times 0,434 \left(\frac{1}{\alpha + \tau_1} - \frac{1}{\alpha + \tau_3}\right)$$

$$= \log \left[1 - \frac{\alpha + \tau_1}{\alpha + T}\right] - \log \left[1 - \frac{\alpha + \tau_3}{\alpha + T}\right]$$

Le second membre de l'équation précédente peut s'écrire

$$\log \left[\frac{T - \tau_1}{\alpha + T}\right] - \log \left[\frac{T - \tau_3}{\alpha + T}\right] = \log \left[\frac{T - \tau_1}{T - \tau_3}\right]$$

Posons

$$\frac{T - \tau_1}{T - \tau_3} = D_{1,3}$$

On a donc

$$A \left(\frac{1}{\alpha - \tau_1} - \frac{1}{\alpha - \tau_3}\right) 0,434 = \log D_{1,3} + \log v_3 - \log v_1$$

ou, en posant

$$P_{1,3} = \log D_{1,3} + \log v_3 - \log v_1$$

$$A \frac{(\tau_3 - \tau_1).0,434}{(\alpha + \tau_1)(\alpha + \tau_3)} = P_{1,3} \qquad (30)$$

$P_{1,3}$ est un terme entièrement connu, dont on calcule la valeur numérique à l'aide des données τ_1, v_1, τ_3, v_3, T.

En prenant une autre température centigrade τ_2, à laquelle on a trouvé pour v la valeur v_2, et en l'associant aux données τ_3 v_3 de la même manière que τ_1 et v_1, on a de même ;

$$A \frac{(\tau_3 - \tau_2)\ 0,434}{(\alpha + \tau_2)(\alpha + \tau_3)} = P_{2,3} \qquad (31)$$

En divisant membre à membre (30) et (31) on élimine l'inconnue A. α est déterminée par l'équation du premier degré :

$$\frac{(\tau_3 - \tau_1)(\alpha + \tau_2)}{(\tau_3 - \tau_2)(\alpha + \tau_1)} = \frac{P_{1,3}}{P_{2,3}}$$

ou

$$P_{2,3}(\tau_3 - \tau_1)(\alpha + \tau_2) = P_{1,3}(\tau_3 - \tau_2)(\alpha + \tau_1)$$

d'où

$$\alpha = \frac{- P_{2,3}(\tau_3 - \tau_1)\tau_2 + P_{1,3}(\tau_3 - \tau_2)\tau_1}{P_{2,3}(\tau_3 - \tau_1) - P_{1,3}(\tau_3 - \tau_2)}$$

Application

Les expériences de Clausen fournissent

$\tau_1 = 5^0$	$\tau_2 = 25^0$	$\tau_3 = 40$	$\tau_3 - \tau_1 = 35$
$v_1 = 13,86$	$v_2 = 58,76$	$v_3 = 115,90$	$\tau_3 - \tau_2 = 15$
$\log v_1 = 1,14176$	$\log v_2 = 1,76908$	$\log v_3 = 2,06408$	

D'autre part, on verra plus loin que T (température centigrade à laquelle le dégagement de CO^2 cesse) a pour valeur 58^0 environ. On a donc

$$D_{2,3} = \frac{T - \tau_2}{T - \tau_3} = \frac{58 - 25}{58 - 40} = \frac{33}{18}$$

$$D_{1,3} = \frac{T - \tau_1}{T - \tau_3} = \frac{58 - 5}{58 - 40} = \frac{53}{18}$$

d'où

$$\log D_{2,3} = 0,26324 \qquad \log D_{1,3} = 0,46901$$

Donc

$$P_{2,3} = \log D_{2,3} + \log v_3 - \log v_2 = 0,26324 + 2,06408 - 1,76908$$
$$P_{1,3} = \log D_{1,3} + \log v_3 - \log v_1 = 0,46901 + 2,06408 - 1,14176$$
$$P_{2,3} = 0,55824 \qquad P_{1,3} = 1,39133$$

On a donc

$$\alpha = \frac{-0,55824 \times 35 \times 25 + 1,39133 \times 15 \times 5}{0,55824 \times 35 - 1,39133 \times 15}$$

$$\alpha = \frac{384,11025}{1,33155} = 288,42$$

Cette valeur indique qu'il faut prendre pour point de départ des températures le zéro absolu, qui correspond à la valeur $\alpha = 273$.

Calcul des paramètres A, λ *et* μ

Quand on a la valeur de α, l'équation :

$$\frac{\mu}{\lambda} = \frac{1}{\alpha + T} \tag{28}$$

donne $\frac{\mu}{\lambda}$

Deux équations du type :

$$\log v = -\frac{A}{\alpha + \tau} + \log \lambda + \log \left[1 - \frac{\mu}{\lambda} (\alpha + \tau) \right]$$

relatives à deux températures particulières τ_1 et τ_3 permettent de tirer les valeurs de A et de λ.

Puis l'équation (28) donne

$$\mu = \frac{\lambda}{\alpha + T}$$

Application aux mesures de Clausen

Les données qui servent à mesurer A, λ et μ sont :

$\tau_1 = 5$	$\tau_3 = 40$	$T = 56$	$\alpha = 273$
$v_1 = 13,86$	$v_3 = 115,90$	$v_4 = 0$	
$\log v_1 = 1,14176$	$\log v_3 = 2,06408$		

Calcul de A

On a

$$1,14176 = -\frac{A}{278}0,434 + \log\lambda + \log\left(1 - \frac{278}{329}\right) \qquad (1)$$

$$2,06408 = -\frac{A}{313}0,434 + \log\lambda + \log\left(1 - \frac{313}{329}\right) \qquad (2)$$

En retranchant (1) de (2), après avoir remplacé le dernier terme du second membre de chacune de ces équations par sa valeur numérique, on trouve :

$$0,92232 = A\left(\frac{7}{278} - \frac{1}{313}\right)0,434 - 0,50345$$

ou

$$1,42577 = A\frac{15,190}{87014}$$

$$A = 8167,34$$

Remarque

On peut également déduire la valeur de A de l'équation

$$A\frac{(\tau_3 - \tau_1)\ 0,434}{(\alpha + \tau_1)\ (\alpha + \tau_3)} = P_{1,3} \qquad (30)$$

en remplaçant τ_1, τ_3, α et $P_{1,3}$ par leur valeur numérique. On trouve pour A la même valeur 8167,34.

Calcul de λ

L'équation (1) dans laquelle on remplace A par sa valeur devient :

$$1,14176 = -\frac{8167,34}{278} \times 0,434 + \log\lambda + 1,70757 - 2,51720$$

ou

$$\log\lambda = 14,70184$$

d'où

$$\lambda = 5\,033\,125 \times 10^8$$

Calcul de μ

On a

$$\mu = \frac{\lambda}{329} = \frac{5\,033\,125 \times 10^8}{329}$$

d'où

$$\mu = 15298252 \times 10^5$$

Equation de la courbe.

L'équation de la courbe est donc :

$$v = e^{-\frac{8167,34}{\theta}} (5033125 \times 10^8 - 15298252 \times 10^5 \times \theta).$$

VÉRIFICATION DE LA FORMULE AUX TEMPÉRATURES AUTRES QUE CELLES QUI ONT SERVI A LA DÉTERMINATION DES PARAMÈTRES

Pour $\tau = 20°$ Centigr. ($\theta = 273 + 20 = 293$), Clausen a trouvé pour valeur du dégagement d'acide carbonique pendant une heure : $v = 43,35$. Calculons la valeur de v d'après la formule théorique précédente :

On a :

$$v = e^{-\frac{8167,35}{293}} (5033125 \times 10^8 - 15298252 \times 10^5 \times 293)$$

ou

$$v = e^{-\frac{8167,35}{293}} \times 550737164 \times 10^5$$

d'où

$$\log v = -\frac{8167,35}{293} \times 0,4343 + \log 550737164 \times 10^5$$

$$\log v = -12,09771 + 13,74095$$
$$\log v = 1,64324$$

d'où

$$v = 43,97.$$

2° Pour $\tau = 25°$ C. ($\theta = 273 + 25 = 298$), Clausen a trouvé $v = 58,76$. Cherchons la valeur que donne la formule théorique précédemment établie. On a

$$v = e^{-\frac{8167,35}{298}} (5033125000 \times 10^5 - 15298252 \times 10^5 \times 298)$$

d'où

$$\log v = -\frac{8167{,}35}{298} \times 0{,}4343 + \log 474245904 \times 10^5$$

$$\log v = -11{,}90295 + 13{,}67600$$
$$\log v = 1{,}77305$$

d'où

$$v = 59{,}30.$$

Le résultat de la comparaison entre les valeurs observées et les valeurs calculées est fourni par le tableau suivant :

Tempér. Centigr. τ	$\theta = 273 + \tau$	v observé	v calculé
—	—	—	—
0	273	7,27	8,70
5	278	13,86	13,86
10	283	18,11	20,68
15	288	34,37	30,28
20	293	43,55	43,97
25	298	58,76	59,30
35	308	100,00	97,81
40	313	115,90	115,90
55	328	17,70	23,46
56	329	0	0

Remarque.

Les valeurs calculées par les points de la branche descendante de la courbe sont un peu trop fortes. Cela tient à ce que la détermination du point où la courbe recoupe l'axe des abscisses (températures) — (c'est-à-dire la température β pour laquelle le dégagement de CO^2 cesse) — est entachée d'une légère erreur. La fixation de ce point comporte toujours une certaine incertitude. Or, la branche descendante de la courbe étant très abrupte, il en résulte qu'un très faible déplacement de son pied occasionne une variation considérable de la valeur de l'ordonnée correspondant à une température comprise entre l'optimum et la limite thermique supérieure. Ainsi il est probable que la valeur réelle de β doit être 328°8 au lieu de 329. Cette simple différence de deux dizièmes de degrés suffirait à abaisser de 5 ou 6 unités les valeurs de v relatives aux températures comprises entre l'optimum et la limite supérieure.

Enfin, il ne faut pas oublier que l'équation (6′) n'est pas l'équation rigoureuse du phénomène, mais une expression approchée seulement.

RÉFLEXIONS A PROPOS DU POINT ZÉRO DES TEMPÉRATURES θ.

Le zéro des températures θ est la *température pour laquelle la quantité v s'annule en même temps que le facteur* $e^{-\frac{A}{\theta}}$.

La condition :

$$e^{-\frac{A}{\theta}} = 0$$

donne en effet

$$\theta = 0$$

seule racine de l'équation.

On a dû remarquer, sur les deux exemples particuliers qui viennent d'être traités, l'énorme différence des valeurs de α, c'est-à-dire l'écart de position des points zéro. Dans le premier exemple, le point de départ de la courbe, n'est qu'à 22 degrés au-dessous du zéro centigrade ; dans le second exemple, ce même point est reporté au zéro des températures absolues, c'est-à-dire est à 273° au-dessous de la température de fusion de la glace. Il y a là, si l'on y réfléchit un fait remarquable. Il conduit à penser qu'il existe entre les deux phénomènes une différence importante. C'est ce que confirme un examen plus approfondi.

La vitesse des réactions chimiques, d'après la formule d'Arrhénius ne Arrhénius, ne s'annule qu'au zéro absolu. Théoriquement les phénomènes chimiques continueraient donc de se produire avec une lenteur extrême aux plus basses températures. Ils ne cesseraient tout à fait que dans un corps arrivé au zéro absolu, limite impossible à atteindre. En réalité les réactions cessent beaucoup plus tôt, à cause des faux équilibres chimiques dus aux frottements interatomiques, dont la formule d'Arrhénius ne tient pas compte.

Dans le second exemple traité ci-dessus, c'est-à-dire dans le cas de la respiration des graines de Lupin, on a trouvé que le point de départ de la courbe représentant le phénomène — point zéro des θ — était placé au zéro absolu. Ceci révèle que le phénomène étudié est un phénomène purement chimique se produisant dans l'intimité même du protoplasma, *non compliqué de phénomènes mécaniques*, comme cela aurait lieu chez un animal pourvu d'appareils respiratoires mis en mouvement. La respiration est un phénomène profond, moléculaire, de nature purement chimique dans une graine. Il s'arrêterait sans doute avant le zéro absolu, mais à une température très basse, comme les réactions chimiques ordinaires, à cause des faux équilibres chimiques produits par les frottements molécu-

laires. Il s'atténuerait lentement et s'évanouirait insensiblement sans qu'on puisse fixer une température bien déterminée.

Au contraire pour la reptation d'un Escargot, on a vu que le phénomène, même envisagé théoriquement, — c'est-à-dire indépendamment des faux équilibres chimiques — cesserait brusquement à la température très peu basse de 22° au-dessous du zéro centigrade. Ceci indique que l'on n'a pas affaire à un phénomène purement chimique. Et en effet, en dehors des réactions dynamogènes, source de l'énergie motrice, et des réactions nerveuses qui les déclanchent et les systématisent, il y a d'autres phénomènes, qui sont, eux, de nature mécanique :

1° D'abord pour mettre en mouvement les masses matérielles constituant les organes, il y a à vaincre l'inertie de ceux-ci, à leur communiquer une certaine quantité de force vive minima, nécessaire pour qu'il y ait mouvement.

2° Il y a à vaincre les résistances extérieures de la nature des frottements : frottement au départ et frottement de mouvement de la sole pédieuse contre le disque servant de piste.

3° Enfin, intérieurement, pour susciter les mouvements musculaires, l'énergie nerveuse mise en jeu dans les centres moteurs, doit atteindre et dépasser même le seuil d'excitation motrice.

L'analyse de ces conditions montre que l'intensité des phénomènes engendrant la locomotion ne peut décroître indéfiniment d'une façon continue.

2. CONFRONTATION DE LA FORMULE THÉORIQUE DE LA LOI DE DÉCROISSANCE GÉNÉRALE DE LA VITESSE EN FONCTION DU TEMPS, A TEMPÉRATURE FIXE, AVEC LES DONNÉES EXPÉRIMENTALES.

Méthode

On a trouvé [page 437, formule (10′)] que la formule générale des courbes *isothermes* exprimant la décroissance générale de l'activité motrice avec le temps, à une température donnée, est :

$$v = h.e^{-Kt} \qquad (10')$$

La température étant maintenue constante, K et h sont des constantes. On aura donc à déterminer, pour chaque série de mesures isothermes, la valeur des constantes h et K à l'aide de deux couples de valeurs correspondantes de t et de v. De (10′) on tire :

$$\log_{10} v = \log h - Kt \log_{10} e \qquad (10'')$$

on a : $\log_{10} e = 0,4343$. En remplaçant dans l'équation (10″) t et v par deux couples : t_1, v_1 ; t_p, v_p de valeurs correspondantes de t et de v on aura deux équations du premier degré en h et K qui fourniront les valeurs numériques de ces coefficients pour la série d'expériences considérées.

Connaissant h et K, on calculera ensuite, au moyen de la même formule (10″), pour toutes les valeurs t du temps auxquelles des mesures ont été prises, la valeur correspondante de v. On comparera enfin les valeurs de v fournies ainsi par l'application de la formule avec celles obtenues expérimentalement.

PREMIER EXEMPLE

Décroissance du nombre des battements d'un cœur de Tortue (Clemys marmorata) en fonction du temps (Température fixe : 20° C.).

Ch. Snyder [Livre I, page 140] a déterminé, pour différentes températures : 10° ; 20° ; 30° le nombre des contractions du cœur d'une Tortue (*Clemys marmorata*) en fonction du temps écoulé depuis qu'il se trouvait porté à la température considérée.

Nous allons considérer l'une des séries numériques observées directement par Snyder, celle qui se rapporte au cœur n° 3, et la comparer avec celle fournie par la formule (10′).

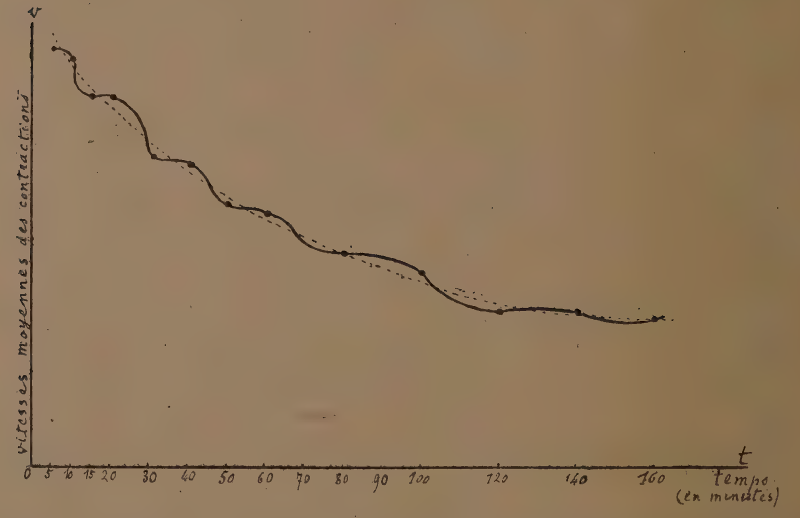
Si l'on calcule, par la méthode que l'on vient d'indiquer, les coefficients h et K de la formule (10′) pour le cas réel envisagé, on trouve pour cette formule l'expression numérique suivante :

$$v = 21,854 . e^{-0,007869 . t}$$

Confrontation des valeurs numériques fournies par la formule précédente et des valeurs déterminées expérimentalement par Ch. Snyder.

Température : 20° C. Cœur n° 3 (Clemys marmorata)

Temps (en min.) écoulé depuis le commencement de l'expérience	Nombre de contractions par minute — Calculé par la formule	Observé par Snyder
—	—	—
5	21,0	21,5
10	20,2	21,0
15	19,1	19,0
20	18,6	19,0
30	17,2	16,0
40	15,9	15,5
50	14,7	13,5
60	13,6	13,0
80	11,6	11,0
100	9,9	10,0
120	8,5	8,0
140	7,2	8,0
160	6,2	7,6



Tempér. : $\theta = 20^0$ C. Courbe du nombre des battements du cœur d'une Tortue en fonction du temps. Ch. Snyder. Cœur 3.

Fig. 176.

On voit que la courbe représentant les valeurs numériques observées par Snyder, ondule autour de la courbe régulière des valeurs moyennes données par la formule.

DEUXIÈME EXEMPLE

Miss Matthaei a mesuré les quantités de CO_2 assimilées par des feuilles de Laurier-cerise, à diverses températures. A chaque température, elle a trouvé que les quantités de CO_2 assimilées par heure (compte tenu de celles perdues par la respiration) varient avec le temps de séjour [Voir : Livre I, page 111]. Si l'on calcule, pour la température de 30°5 la valeur numérique des coefficients de la formule théorique $v = h.e^{-Kt}$ qui doit exprimer cette variation, on trouve :

$$v = 185{,}8 \times e^{-0{,}08745 . t}$$

Le tableau ci-dessous donne les quantités de CO_2 assimilé, calculées par la formule précédente, et celles qui ont été mesurées par Miss Matthaei.

Temps, en heures, compté depuis le commencement de l'expérience		TEMPÉRATURE : 30°5 *Quantités de CO_2 assimilées par heure*	
		Observé	Calculé
entre 1 h. 30 m. et 2 h. 30 m., soit moyenne	p. 2 h.	157	156
— 2 h. 30 m. et 3 h. 30 m. —	3 h.	140	142
— 3 h. 30 m. et 4 h. 30 m. —	4 h.	129	130
— 4 h. 30 m. et 5 h. 30 m. —	5 h.	120	120

LIVRE V

SECTION IX

ACTION COMBINÉE DE LA CHALEUR ET D'UNE SUBSTANCE CHIMIQUE : L'ALCOOL

CHAPITRE XVII

EXPÉRIENCES SUR L'EFFET DE L'ALCOOL A DIVERSES TEMPÉRATURES

Après une phase de violentes contractions et de mouvements spasmodiques, l'alcool produit un état d'inertie motrice plus ou moins prolongé. Puis l'animal, selon les conditions, finit par mourir ou se rétablit peu à peu.

Les effets produits dépendent :

1° Du degré de concentration de l'alcool ;

2° De la température.

L'intensité d'action, pour une même dose, au même titre, augmente considérablement avec la température. Ainsi, tandis qu'un Bernard l'Ermite, mis à 26°5-27°, meurt en 1 h. 15 m. environ à la suite d'une injection d'alcool au titre très faible de 5° seulement, après avoir été agité de spasmes violents et être tombé paralysé, on peut, à la température de 0°-1° lui injecter de l'alcool à 20° et même 40° (titre) : tant que l'animal est maintenu à cette basse température, il continue à vivre. Mais si on laisse, après quelques heures, la température remonter, il ne tarde pas à mourir après avoir montré une forte agitation et être tombé dans un état de torpeur.

I. BERNARDS L'ERMITE (*Eupagurus Bernhardus*)

1° ALCOOL A 5° (TITRE)

Température. : $\theta = 27°\text{-}26°5$

Deux Bernards, A et B, injectés d'alcool à 5° (titre) meurent tous les deux en 1 h. 15 m. environ.

Poids de A (avec sa coquille) : 36 grammes. Dose injectée (1) : 0 cmc. 31. Alcool à 5°.

Poids de B (avec sa coquille) : 22 grammes. Dose injectée : 0 cmc. 21. Alcool à 5°.

Ils font d'abord de violents mouvements des pinces, qu'ils projettent en avant, et des pattes ; tombent sur le dos et demeurent incapables de se relever. Dans cette position, il y a des alternatives d'agitation et d'immobilité ; les animaux font des efforts pour se relever, sans y parvenir. Les mouvements de A sont plus lents. Au bout de 50 minutes les mouvements de B deviennent convulsifs, puis, il tombe, comme A, dans un état d'inertie et meurt ainsi.

Ni l'exposition à l'air, ni le retour dans l'eau à température normale ne peuvent les rappeler à la vie.

2° ALCOOL A 10°

Alcool à 90°.	100,00	en volume.
Eau de mer.	804,50	

(Selon les proportions données par l'Agenda du Chimiste).

TEMPÉRATURES ÉLEVÉES

Tempér. : = 26°.

A 26° l'animal meurt en 40 minutes.

Bernard, pesant avec sa coquille (qui est petite) 27 grammes.

Pris à 3 h. 08 m. à 16° et mis 2 à 3 minutes à 25°.

A 3 h. 12 m. je fais une injection de 0 cmc. 25 de la solution alcoolique à 10°. L'animal tombe aussitôt sur le dos et agite violemment pattes et pinces.

Au bout d'une minute à peine, immobilité absolue. Cette immobilité persiste 20 minutes : les antennules et les fouets sont arrêtés.

Ensuite, réapparaissent, de temps en temps, quelques légers mouvements des antennules, des pattes, puis des antennes et des fouets, phases d'activité relatives, suivies de longues phases d'immobilité. L'animal est toujours sur le dos.

Enfin, 40 minutes après le début de l'expérience l'immobilité est redevenue absolue. L'animal est mort.

(1) Principe adopté pour les doses :
Les Bernards sont pesés avec leur coquille.
Pour un Bernard de 25 grammes on injecte 0 cmc. 25.
Pour ceux d'un poids différent, on ajoute ou on retranche 0 cmc. 05 par 10 grammes de poids de l'animal en plus ou en moins de 25 grammes.

Tempér. : θ = 23°.

A 23° déjà les animaux ne meurent plus. Ils tombent sur le dos, présentent des spasmes et des tremblements convulsifs. Puis survient l'apathie sensorielle et l'inertie motrice. Enfin ils se remettent.

Ils présentent, dans les heures suivantes, une hypersensibilité très vive, sont très en éveil et paraissent « craintifs » : ils se reculent et rentrent dans leur coquille dès qu'on approche la tête, encore qu'il subsiste un peu d'inertie motrice, comme en témoigne la lenteur des mouvements spontanés. Enfin cette inertie à son tour disparaît.

On a expérimenté successivement avec deux individus A et B (5 octobre 1910).

Première expérience. — A 1 h. 57 m. un Bernard (A), pesant 30 grammes, est pris dans une cuve à 15°5 et placé dans l'eau à 23°. L'animal manifeste d'abord une grande agitation : il s'accroche au thermomètre, marche vivement, etc.

Au bout de 20 minutes il se calme.

A 2 h. 27 m. j'injecte 0 cmc. 28 d'une solution d'alcool à 10° dans la grosse pince du Bernard.

Il fait aussitôt de vifs mouvements avec cette pince la projetant en avant. Puis il tombe sur le dos agitant les pattes, pliant et projetant les pinces.

2 h. 34 m. Immobilité, à part des tremblements convulsifs des fouets, du côté de l'injection.

Ensuite on note la persistance d'une certaine inertie motrice, une diminution de la sensibilité tactile, mais non de l'acuité visuelle.

Ainsi, à 2 h. 46 m. je note : « l'animal ne recule pas quand on l'approche ».

2 h. 50 m. Il ne réagit que faiblement. Il ne paraît pas percevoir le contact. Il voit l'instrument quand on l'approche très près.

3 h. 02 m. Les réactions visuelles sont plus fortes que celles au contact.

Enfin, à 3 h. 08 m., l'activité motrice est rétablie.

Mis sur le dos le Bernard se relève bien.

Deuxième expérience. — Bernard B, poids 35 grammes. Injecté immédiatement à 3 h. 14 m. de 0 cmc. 30 d'alcool à 10°, et mis, après seulement, dans le cristallisoir à 23°. B reste recroquevillé un court instant, puis, mouvements spasmodiques des plus violents des pinces et des pattes, suivis d'arrêts. Il tombe sur le dos. Alternatives de phases de mouvements et d'inertie.

A 3 h. 48 m., B commence à faire des mouvements pour se relever, mais il n'y parvient pas.

3 h. 55. Il se remet tout seul sur ses pattes.

A partir de 4 heures, c'est-à-dire trois quarts d'heure après l'injection, l'animal est à peu près remis. Mais il reste dans l'heure suivante très sen-

sible, très peureux : il se rétracte vivement dès qu'on approche la tête. Pourtant il met encore une certaine lenteur à se relever, quand on le place sur le dos.

A 5 heures, il a repris son agilité normale.

Le lendemain A et B continuent à se bien porter.

Ainsi, à 23°, les Bernards ont bien supporté l'injection d'alcool à 10°. Après une période de troubles physiologiques (agitation désordonnée des membres et incoordination motrice), l'inertie motrice restante s'est peu à peu dissipée, et les animaux ont repris leur sensibilité et leur activité normales.

Tempér. : θ = 20°.

Bernard pris à 15°5. Poids 30 grammes. Laissé d'abord 5 minutes à 20° pour le mettre en équilibre thermique. Agitation.

A 2 h. 35 m., on lui injecte, dans la grosse pince, 0 cmc. 28 d'alcool à 10° : agitation de la pince, violents mouvements. Il tombe sur le dos, y reste 5 minutes. Il a saisi une de ses pattes avec sa pince.

A 2 h. 41 m., il se relève.

2 h. 42 m. Un peu d'agitation ; des mouvements légèrement convulsifs. Puis, calme.

A 2 h. 46 m., il est calme. Recule à l'approche, réagit à un seul contact.

Ensuite (2 h. 58 m. à 3 h. 08 m.) il reste en éveil sensoriel. se relève rapidement quand on le met sur le dos. L'état normal est rétabli en moins d'une demi-heure.

Tempér. : θ = 16°.

Bernard petit. Poids (avec la coquille) 15 grammes.

Je lui injecte à 3 heures, dans la grosse pince, 0 cmc. 25 d'une solution alcoolique d'eau de mer à 10°. Mouvements spasmodiques. Il tombe sur le dos, les mouvements spasmodiques des pattes et pinces continuent.

A 3 h. 07 m., ces mouvements disparaissent peu à peu en s'affaiblissant progressivement.

3 h. 10 m. Je relève l'animal qui était resté sur le dos.

A partir de 3 h. 15 m. — donc un quart d'heure après l'injection — les mouvements spontanés reprennent. Ils sont d'abord mal *coordonnés*. L'animal tourne sur place.

Peu après il se recule quand on approche.

A 3 h. 30 m. il est complètement rétabli, bien qu'il soit de très petite taille.

Tempér. : θ = 10° à 9°.

A 9° ou 10°, la perturbation a une durée extrêmement courte : une ou deux minutes. Ensuite l'animal se montre très éveillé, très actif, moins atteint même par le froid que les témoins non injectés.

Bernard C : 35 grammes, mis à 2 h. 05 m. à 10°. Pendant 10 minutes environ l'animal manifeste de l'agitation : il étend ses pinces, marche,

sort ses pattes, et son corps à demi, hors de sa coquille. Puis il se calme.

A 2 h. 45 m. j'injecte à C 0 cmc. 30 d'une solution d'alcool à 10°. Aussitôt il tombe sur le dos, agite d'abord la pince injectée, et, très violemment, les pattes et les pinces. Il se calme un instant, puis recommence.

Une minute après (2 h. 46 m.), il ne subsiste plus qu'une légère agitation intermittente.

A partir de 2 h. 47 m., tout est fini ; l'animal est calme, ses petits fouets battent très rapidement, ainsi que les grands fouets. Il est très en éveil, recule quand on s'approche ou rentre vivement dans sa coquille. Un simple choc sur le cristallisoir où il est le fait tressaillir. Il réagit bien au contact. A la simple vue du manche en bois noir d'un scalpel qu'on approche de lui, il se tourne vivement de côté.

Aucun indice de prostration. Mis sur le dos il se relève bien.

Un témoin D, non injecté, mis dans la même cuve que C, à 3 h. 20 m., est d'abord agité. Il se calme au bout d'un quart d'heure environ.

Après une demi-heure, C semble plus actif que D. Plus tard ils se comportent identiquement de la même façon. Ils sont très calmes tous les deux.

Tempér. : $\theta = 4°$ *à* $2°2$.

L'animal survit parfaitement. Bien plus, l'alcool injecté produit très peu d'effet : à peine quelques petits mouvements rythmiques d'une patte.

Bernard de 22 grammes pris à 16° et laissé pendant 8 minutes dans de l'eau froide à 5°-4°.

A 5 h. 28 m., la température étant 4°, on lui injecte 0 cmc. 25 d'une solution d'alcool à 10°.

Il en résulte tout de suite, et dans les 5 minutes suivantes, quelques petits mouvements tremblés de la pince injectée et des pattes.

Le Bernard ne tombe pas sur le dos.

Ensuite, il reste absolument immobile, retiré dans sa coquille, comme un animal intact placé à la même température ($\theta = 2°5$).

Trois heures et demie après l'injection (à 9 h. 05 m. ; températ. : 2°2), je retire brusquement le Bernard du bain froid et je le mets à 16°3. Au bout de 2 minutes les mouvements commencent à reparaître, l'animal s'agite un peu, cherche — sans y parvenir — à sortir la tête de sa coquille. Puis l'activité s'accentue. Elle est suivie (à 9 h. 20 m.) d'une période de repos (7 minutes). Les réactions au contact sont faibles. *Mis sur le dos l'animal reste immobile.* Enfin, il fait quelques efforts pour se relever. Mais *les mouvements sont lents* ; il n'y parvient pas.

A 9 h. 32 m. ($\theta = 16°3$) la sensibilité est redevenue bonne. Le Bernard saisit ce qu'on lui présente. Il fait de vifs efforts pour se remettre sur ses pattes.

« A 9 h. 35 m., il s'est relevé. Il est à demi-sorti de sa coquille. » Il semble rétabli tout à fait.

« Mis à nouveau sur le dos il se relève rapidement. »

En résumé, le Bernard placé à une température comprise entre 2°-4° et injecté avec de l'alcool à 10° n'éprouve aucun dommage de ce fait. Il se comporte comme un animal intact mis au froid. Ramené au bout de 3 h. 30 m. à la température normale (16°3) il ne manifeste qu'un léger trouble physiologique.

PREMIÈRE SÉRIE D'EXPÉRIENCES OU L'ON CHANGE A LA FOIS LA TEMPÉRATURE ET LE TITRE DE L'ALCOOL. — ALCOOL A 5°, 15° ET 20°

Le *6 octobre* je fais des expériences comparatives qui donnent des résultats extrêmement frappants et démonstratifs.

Je mets deux Bernards à 27° ; un à 17° et deux à 2°5-3°.

J'injecte aux animaux placés à *haute température* de l'alcool à 5° (quantité proportionnée au poids) ; à celui de la cuve à 17° de l'alcool à 15° ; enfin aux deux qui sont soumis au froid de l'alcool à 20°.

Or, tandis que les premiers meurent tous les deux en une heure et demie, les autres, aussi bien ceux laissés à 17° que ceux qui sont à basse température survivent, et se remettent parfaitement.

Il y a plus, au bout de 2 h. 05 m., je plonge les animaux restés au froid dans un bain à 22°, puis, 40 minutes plus tard, je relève la température jusqu'à 24° et enfin jusqu'à 25°. Or, il n'en résulte qu'une très courte période de torpeur pour l'un, plus prolongée pour l'autre, après quoi les deux individus reprennent leur état normal. L'élimination ou la transformation de l'alcool s'est donc faite assez rapidement.

Première expérience. — Tempér. : 26°5-27°.

Deux Bernards A et B. A : 36 grammes ; B : 22 grammes.

On accoutume progressivement les animaux aux températures de 21°3 ; 24° ; 26°5.

A 10 h. 24 m., j'injecte à A, 0 cmc. 31 d'une solution d'alcool à 5°.

Alcool à 90°	100,00
Eau de mer	1700,00

(Formule de l'Agenda du Chimiste)

et à B, 0 cmc. 21 de la même solution.

Toujours les mêmes phénomènes : les deux animaux projettent violemment leur grosse pince en avant, tombent sur le dos, agitent pinces et pattes. Suivent des alternatives d'inertie et d'agitation des membres et des appendices.

A 10 h. 37 m. et 10 h. 40 m., B fait de nombreux efforts pour se relever, mais n'y parvient pas.

A 10 h. 54 m., 10 h. 55 m., A et B font toujours sans succès des efforts pour se relever. Ceux de B sont plus énergiques que ceux de A.

11 h. 03 m. Mouvements convulsifs de B qui sort presque entièrement de sa coquille.

Puis tous les deux, A et B, restent inertes longtemps (10 minutes).

Je les remets sur leurs pattes. Ils restent sans mouvement.

Je mets les deux Bernards à l'air quelques minutes, puis dans l'eau à la température normale (16°). Ils recommencent à faire quelques légers mouvements (grands fouets). Mais cela ne persiste pas. Tous les deux meurent bientôt.

TEMPÉRATURE MOYENNE

Tempér. : $\theta = 17°2$. Alcool à 15°.

Bernard C pesant (avec sa coquille) 33 grammes.

A 10 h. 14 m., j'injecte dans la grosse pince 0 cmc. 25 d'alcool à 15°.

Alcool à 90°	100,00
Eau de mer	505,27

L'animal se couche sur le flanc; la grosse pince est pliée deux fois à angle droit. Puis presque aussitôt il se relève.

Ensuite, il demeure les pattes recroquevillées, la tête rentrée dans la coquille, Quelques mouvements saccadés. Il se tourne et se retourne dans différentes directions, la tête toujours dans la coquille. Les extrémités des membres sont un peu agitées.

Ensuite il demeure immobile (10 h. 22 m.).

Mis sur le dos à 10 h. 25 m., C reste inerte dans cette attitude, pattes et pinces recroquevillées, *sans faire effort pour se relever.*

A 10 h. 38 m. Mouvements assez vifs. Il se retourne, se relève et se met à marcher. Il se rétracte à l'approche.

A partir de ce moment, c'est-à-dire 25 minutes environ après l'injection, l'activité motrice est rétablie. Mis sur le dos encore deux fois, un peu plus tard, il se relève aisément. Il marche avec agilité ou reste immobile. Une particularité intéressante à signaler est un *balancement* régulier assez fréquent du corps. En outre, l'animal s'oriente toujours à l'opposé de la lumière. Son état est excellent.

Froid

Tempér. : $\theta = 3°$ à 2°5.

Deux Bernards, l'un, D, pesant 26 grammes (avec sa coquille); l'autre, E, 35 grammes (avec sa coquille), sont mis dans l'eau à 3°. Le froid les engourdit. Mis sur le dos ils restent ainsi, envahis par un état d'inertie trop grand pour qu'ils puissent se relever.

A 2 h. 58 m., j'injecte à D 0 cmc. 25 d'alcool à 20°.

Alcool à 90°	100,00
Eau de mer	355,00

et à 3 h. 02 m., 0 cmc. 30 de la même solution à E.

L'agitation qui en résulte est insignifiante — « légers mouvements, parfois un peu saccadés, non très violents » ; — elle dure à peine 4 minutes. Puis les deux individus se comportent normalement.

Ils sont peut-être un peu moins inertes qu'avant l'injection. Pas d'agitation. Presque toujours immobiles, remuant seulement de temps à autre leurs antennes, leurs antennules, leurs fouets, leurs pattes ou leurs pédoncules oculaires, sans changer de place.

A 4 h. 33 m., je les transporte brusquement tous les deux dans un cristallisoir contenant de l'eau à la température normale (16°5 ce jour-là). L'effet de l'alcool injecté se fait sentir. Ce sont d'abord des signes d'agitation, puis D tombe sur le flanc, se relève, retombe sur le dos. Il fait des mouvements spasmodiques. E est plus calme. Mis par moi sur le dos (4 h. 35 m.), il ne se relève pas et reste inerte.

D continue à agiter quelques minutes ses pattes avec vivacité. Enfin il se relève, remue antennes, antennules et fouets, se déplace un peu. Il est en éveil sensoriel : il se rétracte vivement à l'approche.

E au contraire demeure sur le dos. Mais lui aussi se tient en relation sensorielle avec le monde extérieur : il se rétracte dès qu'on approche la tête. Ses mouvements sont plus lents et moins forts que ceux de D. Il remue néanmoins.

A 5 heures seulement, E s'est relevé (au bout de 25 minutes). Il paraît maintenant en bon état. Cependant une certaine inertie motrice subsiste en lui. Remis sur le dos par moi il met 4 minutes à se relever. D, au contraire, se relève instantanément.

J'élève la température de l'eau, d'abord à 22°, puis, (à 5 h. 40 m.), je la porte à 24°5. L'effet de l'alcool s'accentue. D qui n'est pas troublé à 22°, l'est à 24°5. E est plus atteint encore. D est moins agile (il n'y a pas de phase d'agitation) ; il ne réagit pas à l'approche. D et E sont très peu sensibles au contact. Mis sur le dos tous les deux ils restent dans cette position sans efforts pour en sortir. Cependant au bout de 3 minutes, D se remet sur ses pattes, tandis que E ne fait que quelques efforts pour se tirer de cette situation. A 6 heures il est encore sur le dos.

A 8 h. 40 m. du soir, les deux animaux sont en bonne santé et remuent dans leur cuve.

Ainsi, le ralentissement des réactions occasionné par le froid a permis aux animaux de supporter une dose — mortelle dans les conditions ordinaires — d'alcool à 20° et une température de 25°, 2 h. 40 m. après l'injection.

Il faut remarquer en outre que c'est l'individu qui a présenté le moins d'agitation immédiatement après l'injection qui manifeste les troubles moteurs les plus persistants.

SECONDE SÉRIE D'EXPÉRIENCES AVEC CHANGEMENT SIMULTANÉE DE LA TEMPÉRATURE ET DU TITRE DE L'ALCOOL. ALCOOL A 10°, 20° ET 40°

Première expérience. — Tempér. : θ = 24°. Alcool à 10° (titre).

Un Bernard de petite taille — poids 16 grammes — mis à 24° à 2 h. 43 m., est injecté, 10 minutes plus tard, avec de l'alcool à 10° (dose injectée 0 cmc. 21). Il tombe sur le dos, agite convulsivement les pattes, puis demeure inerte, enfoncé dans sa coquille, récroquevillé, et meurt ainsi. Au bout de 7 minutes déjà il ne donne plus signe de vie.

Seconde expérience. — Tempér. : θ = 16°5. Alcool à 20°.

Deux Bernards, successivement, ont été soumis à l'expérience : l'un C, pesant 17 grammes, était un animal neuf ; l'autre, F, du poids de 34 grammes, avait été déjà injecté deux jours avant avec de l'alcool à 10°.

Le premier meurt rapidement :

A 11 h. 37 m., C reçoit 0 cmc. 21 d'alcool à 20°.

Alcool à 90°	100,00	en volume.
Eau de mer	355,80	

Prostration ; puis mouvements des pattes vifs et saccadés ; il tombe sur le flanc.

A 2 h. 20 m., je retrouve C toujours sur le dos, sans mouvement. Il est mort.

F présente au contraire des phénomènes extrêmement curieux. On assiste, avec lui, à une sorte de combat de la vie avec la mort, où tour à tour chacun des adversaires semble sur le point de l'emporter définitivement : série de périodes alternatives d'activité physiologique et de coma, de longue durée d'abord, courtes à la fin. Nulle part, dans les expériences que j'ai poursuivies l'oscillation des états physiologiques n'a été aussi accentuée. Le phénomène s'est prolongé pendant 24 heures.

Le 7 octobre, une demi-heure après l'injection, F est dans un état de coma tel, que je le retire. Je l'expose à l'air et, artificiellement, je rétablis la respiration en faisant aller les petits fouets. Il reprend vie vers le soir, paraît rétabli en bonne santé. Le lendemain matin, 8 octobre, à 8 heures, je le crois mort. Il n'en est rien. A 11 h. 30 m., il semble mort de nouveau. Je l'abandonne pendant le déjeuner.

A 1 h. 40 m., je le retrouve vaillant : il se rétracte à mon approche. Puis, toute la journée, ce sont des alternances de mieux et de plus mal : tantôt il respire activement, marche, et se tient en éveil, tantôt il est inerte et sur le point de trépasser, ne respirant plus.

Une particularité est à signaler : ce sont des mouvements rythmiques de l'abdomen qui soulèvent la coquille et, la laissant retomber, fait sonner le verre du cristallisoir.

Vers le soir la torpeur s'accentue et les mouvements deviennent plus convulsifs. Enfin à 9 heures du soir je trouve l'animal mort.

L'injection d'alcool de l'avant-veille paraît donc lui avoir conféré, vis-à-vis de cette substance, un pouvoir de résistance beaucoup plus grand que celui des animaux intacts.

Vu l'intérêt particulier de cette expérience, je rapporte intégralement ci-dessous le détail des faits observés :

Vendredi, 7 octobre 1910.

4 h. 35 m. après midi. $\theta = 16^{\circ}$.

(Bernard F ayant été déjà injecté 2 jours plus tôt).

J'injecte à F, qui pèse 34 grammes, 0 cmc. 30 d'une solution d'alcool à 20°.

F fait des mouvements convulsifs des pattes ; il est sur le dos ; sa grosse pince s'ouvre et se ferme alternativement d'une manière saccadée. Puis les mouvements des extrémités des pinces subsistent seuls. Il reste sur le dos.

4 h. 45 m. Tous les mouvements ont disparu, sauf quelques rares secousses des extrémités de 3 pattes. Quelques très légers mouvements des antennes.

4 h. 50 m. Je le remets sur ses pattes. A peine, de temps à autre, quelques légers mouvements des antennes et de l'extrémité d'une patte.

5 h. 07 m. F est dans un état de coma ; il paraît au plus mal. Je le prends et fais marcher les petits fouets. La respiration se rétablit. Il revit. Il mourait d'asphyxie ; il respire de nouveau très régulièrement.

5 h. 49 m. F s'appuyant sur ses pinces, soulève sa coquille et la laisse retomber. Il recommence maintes fois cette opération, en marchant en arrière.

6 h. 02. Balancement du corps qui se produit rythmiquement, de temps à autre, et quand on effraye l'animal.

6 h. 15. Ce balancement n'existe plus. F est capable maintenant de se relever quand on le met sur le dos. Il marche toujours en arrière en soulevant sa coquille.

Samedi 8 octobre (suite de l'expérience précédente). $\theta = 16^{\circ}$.

(F cru mort d'abord ; puis reprenant vie le 7 octobre au soir). Cru mort de nouveau ce matin 8 octobre, à 8 heures du matin.

A 11 h. 30 m., il semble mort.

Un instant après, toutefois, il présente encore des contractions des pattes et de l'abdomen.

1 h. 40 m. En revenant, après le déjeuner, l'animal est trouvé par moi en vie : les fouets battent ; les antennules et les antennes vont ; il se rétracte à mon approche.

3 h. 05 m. Après quelques alternances de mieux et de plus mal, l'animal paraît décidément reprendre vie. Il est rentré à demi dans sa coquille, remue régulièrement et paraît en éveil. Il manque de force ; mais ses mouvements sont normaux. Il marche en soulevant son arrière-train, comme hier après l'injection.

4 h. 30 m. Nouvelle phase d'inertie, à laquelle succèdent de véritables spasmes, quand j'essaye de le ranimer. Puis inertie nouvelle. Je le prends et fais jouer ses petits fouets en écartant les antennules. Au bout d'une demi-minute, les mouvements redeviennent spontanés, et les fouets agissent rapidement. La vie revient.

Il semble s'éveiller de nouveau et chaque mouvement qu'on lui imprime semble le réveiller davantage. En somme, il part d'un état tout semblable à la mort, et qui en est réellement bien voisin, pour aboutir à un état de vie de relation très éveillée.

Puis il y a encore alternance des deux états : ceci dure depuis hier soir 5 heures (il est 5 heures également : soit 24 heures).

5 h. 35 m. L'inertie s'accentue de nouveau.

5 h. 37 m. Le Bernard, à présent, a des spasmes.

Les membres s'agitent convulsivement, l'abdomen se soulève violemment. L'animal se débat de toutes ses forces quand on veut le prendre. Les fouets cessent de battre.

C'est au moins là quatrième fois que l'animal a des crises semblables. Mouvements convulsifs des antennules. Puis immobilité.

5 h. 50 m. Inertie absolue. Je me demande encore si l'animal n'est pas mort. Il est immobile, tombé sur le côté.

Je le reprends et fais de nouveau jouer ses fouets. La vie revient, mais il semble cette fois qu'elle soit plus faible.

L'animal ne se rétracte plus à l'approche, il ne semble plus voir. Les mouvements sont moins réguliers, moins normaux.

A 6 h. 05 m., on s'aperçoit qu'il vit aux battements de ses fouets, et à quelques mouvements saccadés de ses antennes. Il y a une grande différence avec la vie très intense de tout à l'heure. Les spasmes paraissent l'avoir épuisé.

9 heures soir. En rentrant au laboratoire, à 9 heures du soir, F paraît cette fois bien mort.

Le lendemain matin, dimanche, je constate, avec certitude, sa mort.

Troisième expérience. — Tempér. : $\theta = 0°$ à $1°$. Alcool à $40°$.

Deux Bernards, l'un A, animal neuf, pesant 24 grammes ; l'autre B, déjà injecté l'avant-veille. Poids 30 grammes.

A 2 h. 28 m., je les mets dans une cuve à 10° et je laisse l'eau se refroidir progressivement jusqu'à 1° (2 h. 50 m.), puis à 0° (2 h. 55 m.). De très légers mouvements des extrémités seuls subsistent.

3 h. 07 m. J'injecte à B, sous l'eau froide, 0 cmc. 28 d'une solution d'alcool à 40°.

Alcool à 90°.	100,00
Eau de mer.	130,8

et à A 0 cmc. 24 de la même solution.

Tant qu'ils sont à 0°-1° les animaux demeurent presque totalement immobiles :

A fait de faibles mouvements convulsifs, B des mouvements non convulsifs, puis s'immobilisent (B pas tout à fait : grand fouet). Mais ils ne meurent pas.

A, remis à 5 h. à 7°, puis à 16°, présente au début quelques mouvements rythmiques- Puis plus rien (5 h. 15 m. soir). Il est comme mort.

9 h. 05 m. soir. Les premiers mouvements que l'on ait vu réapparaître vers 7 heures du soir sont des mouvements rythmiques de l'extrémité de l'abdomen. A présent il remue légèrement et rythmiquement : 1° l'extrémité de l'abdomen ; 2° l'extrémité de la première patte locomotrice gauche ; 3° les antennes. Vit-il encore ? La question ne paraît plus avoir un sens précis. Le lendemain matin il est certainement mort.

Pour B, à partir de 4 h. 55 m., je laisse lentement la température du bain remonter de 0° à 16°. L'animal reste d'abord longtemps immobile. Puis (à partir de 5 h. 30 m.) il ne cesse de faire quelques mouvements, surtout des antennes, des antennules, des pédoncules oculaires, quelquefois des pattes. Ces mouvements sont lents, interrompus, rythmiques, mal coordonnés. B est dans un état général de torpeur.

9 heures du soir : de temps en temps, légers mouvements de contraction de l'abdomen, qui tirent celui-ci en avant.

Le lendemain matin je le retrouve inerte. Pourtant il n'est pas mort. Contractions de l'abdomen. Je l'excite un peu : de faibles mouvements reprennent. Je le mets à l'air : de lents mouvements des antennes et des antennules se montrent à nouveau.

Avant midi il est mort définitivement.

En somme les animaux meurent d'asphyxie, par paralysie respiratoire quand on les ramène à 16°.

SIPONCLES (*Sipunculus nudus*)

L'alcool a peu d'action sur les Siponcles. A haute température, les solutions concentrées d'alcool (titre 15° et 20°), produisent d'abord de violentes contractions, suivies ensuite d'un état de torpeur prolongé. Les animaux cependant survivent et éliminent assez rapidement la substance.

TEMPÉRATURE θ = 25°

1° Alcool à 5° (titre).

Ne produit qu'un léger trouble, accusé par une contraction persistante au début, après l'injection. Au bout d'un quart d'heure les mouvements rythmiques ordinaires reprennent.

2° *Alcool à 15° et 20°.*

Une dose plus forte d'alcool (titre plus élevé) produit, dès le commencement, une incurvation plus forte et longtemps prolongée du corps, ainsi que des changements brusques de la forme qu'il prend. La partie postérieure du corps est gonflée.

Puis vient une période de plusieurs heures pendant laquelle les animaux s'agitent par instants : alternance d'activité et d'immobilité.

Enfin ils tombent dans un état d'apathie prolongé, caractérisé par une activité spontanée nulle et une sensibilité très faible. D'ailleurs les animaux survivent.

TEMPÉRATURE : θ = 15°5

Alcool à 15° et 20°.

A la température de 15°5 les phénomènes ressemblent d'abord à ceux qu'on observe à 25° : contraction initiale, incurvation et déformation du corps qui prend successivement et brusquement une forme de 2, d'S, de C... Mais ils diffèrent :

1° Parce que la phase d'agitation suivante se prolonge plus longtemps et n'aboutit pas à l'inertie complète ;

2° Que dès le soir (moins de 10 heures après l'injection) le comportement des animaux est redevenu absolument normal.

Le surlendemain les Siponcles survivent tous.

TEMPÉRATURE θ = 3°

Alcool à 20° et 40°.

Injectés au froid et maintenus à 3° : immobilité absolue, sans contraction (effet du froid).

Sept heures plus tard, la température normale venant à être rétablie, l'action physiologique se produit. Le Siponcle injecté d'alcool à 20° se tord violemment.

Celui qui a reçu de l'alcool à 40° reste inerte, comme paralysé. Son corps est tout plissé transversalement.

Le surlendemain les deux animaux vivent.

NEREILEPAS FUCATA

(Prises dans des coquilles de Bernards à la température de 16°)

I. — TEMPÉRATURE DE 25°. ALCOOL A 10° ET ALCOOL A 20°

1° Alcool à 10°. Tempér. : θ = 25°.

Nereilepas E injectée le matin, à 10 h. 50 m., de $\frac{1}{20}$ de centimètre cube d'alcool à 10°.

Alcool à 90°.	100,00
Eau de mer	804,5

(Injection sur le côté, entre les parapodes).

Immédiatement : agitation très vive des parapodes.

Dans les 2 minutes suivantes, l'animal, deux fois, noue et dénoue la partie postérieure de son corps ; l'agite et la tourne plusieurs fois. Il s'immobilise et s'incurve en S.

10 h. 52 m. Demeure immobile, contracté, les parapodes serrés, sauf par instants où il change d'attitude, donnant successivement à son corps la forme d'un crochet fermé, d'un ω, d'un 8, etc.

A 11 h. 05 m., elle ondule normalement. Je mets une coquille dans sa cuve. Elle s'y glisse immédiatement (l'extrémité postérieure du corps présente encore une certaine incoordination motrice), puis y demeure enroulée, son corps se soulevant doucement en une sorte d'ondulation rythmique.

A 2 heures après-midi, je casse la coquille. La Nereilepas sort, elle est assez active. La sensibilité au contact est bonne.

Le reste de la journée elle manifeste qu'elle est en très bon état ; elle reste la plupart du temps immobile, allongée, parfois elle se meut spontanément et normalement autour de son cristallisoir.

Le soir et le lendemain : très agile.

2° Alcool à 20°.

A une nouvelle Nereilepas F on injecte à 3 h. 47 m. $\frac{1}{20}$ de centimètre cube d'alcool à 20°.

Alcool à 90°.	100,00
Eau de mer	355,8

D'abord le milieu du corps se soulève, puis le corps reste inerte.

Puis l'animal se tord fréquemment, l'avant-train tombe sur le côté, posé sur la tranche.

A 3 h. 57 m., 4 h. 03 m., 4 h. 07 m., 4 h. 30 m., l'agitation continue, coupée de phases d'immobilité.

A 4 h. 52 m., F est tombée sur le dos. L'inertie semble gagner. La sensibilité est affaiblie. Le corps est très allongé.

Mais à 4 h. 54 m., les contorsions recommencent. L'animal non seulement forme des boucles, mais il roule autour de l'axe de son corps. Ces mouvements sont d'ailleurs lents et interrompus par des phases de repos.

Puis, dans l'heure suivante, il se calme : il demeure immobile ; sa sensibilité est faible.

Le soir, dès 6 h. 30 m., mais à 9 h. 30 m. surtout, F paraît en bon état. Il en est de même le lendemain matin. Pourtant à ce moment encore l'activité est un peu amoindrie, les mouvements plus lents que ceux de E. L'après-midi seulement, F a retrouvé sa pleine activité.

En résumé, injecté d'alcool à 20°, F présente :

1° Une période d'agitation de longue durée :

2° Une phase d'activité et de sensibilité amoindrie ;

3° Une période de 15 à 20 heures pendant laquelle l'état normal se rétablit progressivement.

II. — TEMPÉRATURE DE 15°-16°. ALCOOL A 10° ET A 20°

1° Alcool à 10°.

Nereilepas A injectée à 10 h. 50 m. de $\frac{1}{20}$ de centimètre cube d'alcool à 10°.

Immobile. Pas d'agitation.

A 11 heures, mouvements lents.

Dès 2 h. 50 m., activité et sensibilité bonnes.

2° Alcool à 20°.

A 2 h. 20 m., j'injecte une Nereilepas B de $\frac{1}{20}$ de centimètre cube d'alcool à 20°.

Elle se tord en arabesque et reste immobile.

A partir de 2 h. 26 m. : immobilité, sauf, de temps en temps, de très lents mouvements de déformation de l'attitude du corps.

Puis (2 h. 55 m.) les mouvements deviennent plus fréquents, modifiant plus rapidement la forme de son corps.

Sensibilité bonne.

A partir de 3 h. 05, tout à fait rétablie. Rampe spontanément. Sensibilité bonne. Se retourne quand on la met sur le dos.

BASSES TEMPÉRATURES

Tempér. : θ = 1°. Alcool à 20°.

Au froid, l'animal ne ressent pas l'influence de l'alcool injecté. Quand

on rétablit la température moyenne, la phase d'agitation fait défaut. La Nereilepas est tout de suite dans la phase de torpeur et d'incoordination motrice. Cet état disparaît progressivement et assez rapidement. Le lendemain l'Annélide a récupéré complètement son comportement normal.

1 h. 45 m. Nereilepas mise à 1°. Se rétracte; parapodes serrés les uns contre les autres; s'agite un instant.

Un quart d'heure après, elle est couchée sur le côté, le corps courbé en forme d'anneau, puis, par l'action de légers mouvements rythmiques, elle tombe sur le dos, le ventre en haut.

2 h. 07 m. Injection latérale de $\frac{1}{20}$ de centimètre cube d'alcool à 20°. Légers mouvements, couchée sur le flanc, roule sur le dos, puis un instant après se remet dans la position normale (le dos en haut), le corps courbé en 9.

Ensuite, toute la journée, de 2 h. 20 m. à 5 h. 20 m., immobilité et insensibilité complètes.

A 5 h. 20 m., je la transporte dans un cristallisoir contenant de l'*eau à 15°*. Aucun changement.

A 6 heures, j'observe que l'animal est dans une sorte d'état de torpeur dont on le tire momentanément quand on le remue. Il ondule quelques instants, puis retombe bientôt dans son invincible somnolence.

A partir de 6 h. 04 m. et progressivement — en dehors de phases d'inerties intercalées, nombreuses — l'activité motrice, spontanée ou provoquée par excitation, remonte lentement et progressivement. L'incoordination motrice est manifeste.

A 9 h. 15 m. du soir ($\theta = 15°$), *après excitation*, vive agitation du corps et des parapodes. Le corps se courbe à présent en boucle, puis ondule.

Le lendemain matin l'animal est en très bon état.

ANÉMONES. *SAGARTIA PARASITICA* [1]

HAUTES TEMPÉRATURES

Tempér. : $\theta = 28°$. Alcool à 15°.

Quatre Sagartia : trois fixées sur une coquille, D, E, F ; une libre, G.

11 h. 14 m. Mises à 24°.

11 h. 35 m. $\theta = 28°$. De 11 h. 35 m. à midi : fermées (choc d'excitation thermique).

1 h. 50 m. Très allongées. Demi-ouvertes : tentacules contractés. La quatrième est encore fermée.

[1] Johnson, édit. 1861, p. 299; 1862, p. 178. — Gosse. *Brit. Sea Aném.*, p. 112; pl. II, fig. 6.

2 heures. θ = 28°. Injection à toutes de 0 cmc. 25 d'alcool à 15°, D et G par la bouche, E et F à travers la paroi du corps.

Bouche légèrement ouverte; tentacules fortement contractés.

2 h. 44 m. *Idem.*

4 h. 25 m. Deux (D et G) sont largement épanouies, les tentacules dilatés; — une (F) : bouche bien ouverte; tentacules à demi-contractés; — une (E) : bouche demi-ouverte, tentacules contractés.

Chez toutes, pas de mouvements spontanés.

5 h. 25 m. θ = 28°. Variations de forme et mouvements bien marqués de la colonne : F présente un lent balancement autour de sa base. Sa colonne change de forme : tantôt un peu étranglée vers le bas, tantôt vers le haut, tantôt enfin, cylindrique.

D fait de même.

Très lents mouvements rythmiques de contraction et de gonflement des tentacules, chez tous les animaux à 28°; parfois aussi d'ouverture et de fermeture de la couronne. Ainsi E, qui avait seulement la bouche un peu ouverte il y a quelques minutes, avec les tentacules rétractés, est à présent bien ouverte, l'œsophage dilaté, bien évident et les tentacules étendus. Pendant que j'écrivais la phrase précédente elle s'est de nouveau fermée spontanément. En somme, activité motrice spontanée très forte; rythmique.

Sensibilité très fine (sensible) à 70 milligrammes (seuil).

9 h. 17 m. Même état.

Je laisse retomber la température au niveau normal pendant la nuit. Le *lendemain matin* les Anémones vivent : deux sont décollées (E et F); l'eau du bain est parsemée de nuages muqueux et de globules. Le *soir* deux ont une sensibilité fine et se referment entièrement au contact.

Mesure de la sensibilité :

50 milligr. : réaction très limitée et faible, 2 ou 3 bras.

100 milligr. : réaction beaucoup plus étendue $\left(\frac{1}{4} \text{ ou } \frac{1}{5} \text{ de la couronne}\right)$ mais encore partielle.

295 milligr. : réaction totale.

Les deux autres Anémones sont incapables de se refermer entièrement.

Trois jours après l'injection, toutes vivent.

En somme les Anémones injectées et mises à 28° se comportent comme les Anémones non injectées, à la même température. Chez les unes comme chez les autres les mouvements de la colonne et de la couronne tentaculaire sont tardifs. Ils apparaissent après une phase de fermeture et une autre phase d'épanouissement immobile.

TEMPÉRATURES MOYENNES

Tempér. : θ = 15°. Alcool à 15°.

On observe une perturbation motrice momentanée : d'abord fermeture complète ; puis demi-ouverture de la bouche, les tentacules restant contractés et serrés les uns contre les autres.

Quelques instants après, l'une des Anémones plisse sa colonne puis s'ouvre et se ferme plusieurs fois de suite. Enfin 20 à 25 minutes après l'injection toutes sont largement épanouies, immobiles et restent ainsi jusqu'au soir.

La sensibilité est amoindrie l'après-midi et le soir. Assez bonne le lendemain.

La sensibilité de toutes est abaissée. Mesure de la sensibilité (à 3 heures) :

B : à un poids de 135 milligrammes, réaction faible et locale.

	—	295	—	—	complète.
A	—	135	—	—	partielle.
	—	295	—	—	totale.

BASSES TEMPÉRATURES

Au froid (3°) les Sagartia injectées d'alcool ne donnent *aucune réaction, même au moment où l'on fait l'injection.* Pendant toute la journée les Anémones restent à demi-ouvertes, laissant apercevoir leurs tentacules minces et serrés comme les poils d'un pinceau. La colonne est contractée. La sensibilité (manifestée) est nulle.

Le lendemain matin, la température ayant remonté progressivement pendant la nuit jusqu'à 10°, la sensibilité est devenue très fine.

Mesure de la sensibilité le lendemain :

Pour 16 milligrammes : seuil de la perception. Réaction très localisée : 1 à 2 tentacules.

Pour 70 milligrammes : réaction plus étendue ; encore partielle.

Pour 100 milligrammes : fermeture totale.

Ainsi, tandis qu'aux températures élevées et moyennes, la sensibilité est abaissée le lendemain de l'injection (et les jours suivants), celle des animaux placés au froid est au contraire exaltée quand la température est revenue à la moyenne.

En résumé :

On voit que les Anémones, à toute température, subissent très peu l'influence perturbatrice de l'alcool. Celui-ci reste presque tout entier à l'extérieur de leurs tissus, et diffuse vite dans le milieu. Il faut remarquer cependant ici l'existence d'une réaction très mal adaptée de l'animal, tout à fait contraire à « l'intérêt » de l'organisme. Au moment où l'on fait l'injection, soit par la bouche, soit par piqûre à travers la paroi du corps, l'Anémone se ferme vivement et hermétiquement, de sorte qu'elle enferme et conserve le liquide injecté dans sa cavité gastrique, au lieu de le

laisser, en s'ouvrant, s'épancher immédiatement dans le milieu. Ce phénomène est général : il a lieu non seulement avec l'alcool mais avec toutes les autres substances nuisibles employées (acides, alcaloïdes).

ARÉNICOLES DES PÊCHEURS (*Arenicola piscatorum*)

HAUTES TEMPÉRATURES

Tempér. : θ = 28°. Alcool à 15°.

L'animal injecté de 0 cmc. 30 d'alcool à 15° meurt au bout de 9 à 10 heures après épanchement de sang par la tête et par l'anus. L'activité, intermittente, va en s'atténuant avec le temps.

Expérience. — Arénicole, prise à 15°5, mise à 11 h. 25 m. du matin dans un cristallisoir à 24°5, et à 11 h. 40 m. à la température de 28°. Se tord activement, avant l'injection, en boucles, en S, en anneaux, s'allonge, lève la tête.

11 h. 52 m. θ = 28°. J'injecte, sur le côté du corps, sous la couche des téguments, 0 cmc. 30 d'alcool à 15°. La queue verdit, s'amincit, s'enroule et laisse échapper dans le milieu un liquide verdâtre.

La queue continue à s'enrouler violemment, l'animal sort et rentre sa trompe.

12 h. 22 m. Immobile. Corps en forme de 6. Cette forme change sans cesse.

Le reste de la journée l'Arénicole est calme : périodes d'immobilité coupées par des phases d'activité.

6 h. 30 m. Commence à saigner par l'anus.

Sept minutes plus tard laisse épancher un liquide sanguin par une région proche de la tête. Immobile.

9 h. 17 m. Inerte. Trompe dévaginée en forme de coupole byzantine. Insensibilité. *Morte* (9 h. 25 m. après l'injection).

TEMPÉRATURE MOYENNE

Tempér. : θ = 15°5.

Ne meurt que le *surlendemain.*

Les effets pernicieux se manifestent croissants à mesure que le temps s'écoule.

L'animal élimine trop lentement et trop faiblement le liquite injecté. Le malaise et l'inertie vont en croissant sans cesse.

Arénicole injectée à 11 h. 55 m. matin de 0 cmc. 25 d'alcool à 15°. Aussitôt, s'agite, roule sur le dos, tord violemment la queue. Celle-ci laisse échapper une sécrétion verte.

Le reste de la journée, jusqu'à 9 h. 16 m. du soir, elle est très calme. Elle remue doucement le corps.

Le *lendemain* matin (11 h. 20 m.) elle est totalement immobile. Je l'excite : elle se tord, roule sur le dos, autour de l'axe du corps, roule encore, et se remet sur le ventre.

11 h. 40 m. Immobile, corps courbé en C, activité abaissée.

Le soir, à 9 h. 17 m., elle vit encore, mais elle est en mauvais état. Elle est généralement immobile, sauf quand on l'excite. Elle réagit alors faiblement. La queue cependant oscille toujours. Sensibilité affaiblie.

Le surlendemain de l'injection, vers le soir, elle est morte.

BASSES TEMPÉRATURES

Tempér. : θ = 4° à 2°. Alcool à 15°

L'animal survit et se porte très bien.

Injectée à midi 07 m. de 0 cmc. 23 d'alcool à 15°, l'Arénicole — qui est petite cependant — manifeste très peu d'agitation au moment de l'injection : elle se tord doucement un instant.

Toute la journée elle reste en très bon état, plus active, mieux portante que les témoins non injectés. Elle remue lentement et continuellement le corps, s'allonge et se contracte, puis demeure pendant une période de temps immobile. Je laisse remonter progressivement la température pendant la nuit. Le lendemain matin (θ = 13°5) l'Arénicole se porte très bien. Elle ondule doucement, ploie et déploie son corps, lui fait faire une boucle, qu'elle défait ensuite, lève parfois la tête. Sensibilité bonne : perçoit un léger contact.

Le soir elle cherche à s'enfoncer dans le sable.

L'état bon persiste les jours suivants. Enfoncée dans le sable

SEICHES (*Sepia officinalis*)

Première série d'expériences : Alcool à 10°

TEMPÉRATURES SUPÉRIEURES

Tempér. : θ = 24°. Alcool à 10°.

La Seiche présente toute la journie une forte agitation. D'autre part, sa sensibilité est exhaussée. Elle est très excitable : elle sursaute vivement à la suite d'un choc lointain ou d'un mouvement.

Petite Seiche, prise à 10° et habituée, par étapes, à 24°.

A 11 h. 35 m., θ = 24°. Injection de 0 cmc. 25 d'alcool à 10° derrière la

tête, dans la « nuque » entre le vaisseau dorsal (aorte céphalique) et la pointe antérieure de l'un des deux lobes du foie.

Elle tient deux bras dressés. De temps en temps en dresse encore d'autres. Respiration haletante.

Plus tard (2 h. 11 m.) même état : deux bras antérieurs dressés dans un plan vertical. Deux autres dans un plan oblique.

Elle est très en éveil. Son excitabilité est excessive : elle se lance à diverses reprises à travers la grande cuve, qu'elle traverse plusieurs fois dans sa plus grande largeur, et jette même un ou deux flots d'encre, au moment où on venait de fermer une porte.

Je remarque plus tard encore qu'elle est très « peureuse » (excitable) : quand on passe seulement *à quelque distance* de sa cuve, elle s'enfuit rapiment, en lançant un petit jet d'encre, et s'agite quelques instants.

La respiration est très accélérée : 128 battements à la minute au lieu de 94, fréquence moyenne pour les Seiches non injectées, à la même température.

Je change l'eau plusieurs fois dans la journée.

Le soir, à 8 h. 45 m., elle est en *bon état.*

Je la remets dans une grande cuve à 12°3.

[Le lendemain matin je la trouve morte. Cette mort est-elle due à l'alcool injecté, à une auto-intoxication en milieu confiné (l'eau de sa cuve est excessivement souillée par des déjections), ou à la variation trop brusque de température du milieu (de 24° à 13°)? Elle me paraît due à la seconde cause (auto-intoxication), les produits de déjection ayant une action toxique très forte au chaud (voir la première série d'expériences : action de la température seule)].

TEMPÉRATURES MOYENNES

A 16° une petite Seiche injectée d'alcool à 10° survit très bien. Toute la journée elle est engourd'hui, somnolente. Pourtant elle témoigne une forte hyperexcitabilité nerveuse — (masquée en général par son état d'inertie) — mais que la plus légère excitation met en évidence. Un faible choc sur la table portant son cristallisoir la fait tressauter.

Le lendemain, elle est en parfait état d'activité.

Expérience. — Tempér. : θ = 16°. Alcool à 10°.

Petite Seiche, prise à 10°, mise à 16° à 11 h. 15 m. Injection dans la nuque à 11 h. 37 m. de 0 cmc. 25 d'alcool à 10°.

Immobile pendant 20 minutes. Deux bras dressés.

A midi : mouvements de recul. Deux bras dressés verticalement, deux autres horizontaux, les autres pendants. 72 battements respiratoires à la minute. 74 une autre fois (les Seiches non injectées en ont 63 à 16°).

2 h. 13 m. Immobile, comme si elle dormait.

Je la déplace. Plusieurs (4 environ) secondes après, série de mouvements de recul. Puis immobilité.

2 h. 57 m. Un petit choc contre la table où repose son cristallisoir la fait tressauter.

3 h. 18 m. Immobile, la tête dans le manteau. Réagit à peine, semble engourdie. Respiration faible, difficilement visible.

Toute la journée elle reste ainsi engourdie, somnolente — sauf quand on l'excite — mais en bonne santé.

Le *lendemain* matin à 9 h. 10 m. (température tombée à 13°), je la retrouve en très bon état, encore qu'elle ait passé la nuit dans un grand bac en compagnie d'une autre Seiche morte qui a jeté de l'encre en mourant. Quand je la retire elle s'agite très vivement, fait de brusques mouvements de recul, m'envoie de l'eau à la figure. Toute la journée l'état reste excellent. A mon approche elle se met sur la défensive.

Seconde série d'expériences sur les Seiches : Alcool à 15° et à 20°

TEMPÉRATURES ÉLEVÉES

Tempér. : $\theta = 24°$. Alcool à 15°.

La Seiche *meurt en 4 h. 45 m.*, après être tombée dans un état de prostration qui n'a cessé de s'accentuer avec le temps.

Expérience. — 10 h. 50 m. Petite Seiche prise à 13° et adaptée progressivement à 24° (agitation continue de l'animal).

11 h. 35. m. Injection de 0 cmc. 20 d'alcool à 15°.

Pendant deux minutes, très grande agitation : se lance la tête contre la paroi, recule vivement, en lançant de l'eau par le siphon, s'élève dans sa cuve à mi-hauteur et retombe. Puis immobile.

11 h. 30 m. Respiration très accélérée : 124 battements à la minute (au lieu de 94 pour les Seiches non injectées). Immobile. Beaucoup de déjections.

Phases d'agitation et d'immobilité. Respiration haletante. Grande excitabilité.

2 h. 15 m. Mauvais état. L'eau est très souillée. Je la change. La Seiche va mieux aussitôt.

A partir de 3 h. 05 m., elle est *très pâle*. Elle est dans un état de prostration accentué ; *se laisse déplacer sans réagir*. Respiration rapide. L'inertie augmente d'instant en instant.

4 h. 10 m. Elle meurt en jetant un flot d'encre. Je tente vainement la respiration artificielle. Celle-ci n'aboutit qu'à amener à deux ou trois reprises cinq ou six violents spasmes respiratoires suivis d'arrêt.

TEMPÉRATURES MOYENNES

Tempér. : θ = 16°. Alcool à 15°.

La Seiche demeure engourdie et somnolente toute la journée. Le lendemain et les jours suivants elle est en excellent état.

Expérience. — A 11 h. 10 m., injection (dans la nuque) de 0 cmc. 20 d'alcool à 15°. Flot d'encre.

Sept minutes plus tard, nouveau flot d'encre qui éclabousse toute la table.

11 h. 18 m. Immobile.

11 h. 47 m. 72 battements respiratoires à la minute (au lieu de 63). Ensuite, toute la journée la Seiche est engourdie, somnolente, à part quelques courtes phases d'agitation très espacées. Le soir : même état. Le lendemain : très calme mais non engourdie. Elle manifeste une forte activité quand on la touche. Excellent état général. Le surlendemain de même.

BASSES TEMPÉRATURES

Tempér. : θ = 9. Alcool à 20°.

Je rappelle ici que les Seiches intactes meurent à partir de 8°. On ne pouvait donc dans les expériences choisir des températures inférieures à 9°.

Les Seiches injectées d'alcool après une phase d'agitation légère, traversent une période assez courte (1 heure au plus) d'engourdissement partiel, puis reprennent très vite leur état normal.

Expériences. — I. Petite Seiche adaptée progressivement à 11°, puis à 10°.

A 11 h. 13 m., injection de 0 cmc. 20 d'alcool à 20°.

Dans les dix minutes suivantes : quelques mouvements de courte durée $\left(\frac{1}{4}\right.$ de minute à peine$\left.\right)$.

40 à 44 battements respiratoires (c'est normal).

11 h. 25 m. La respiration est irrégulière : les battements sont tantôt faibles et lents, tantôt forts et accélérés. Malaise.

11 h. 27 m. Phase d'inertie. Se laisse déplacer sans réagir.

Onze minutes plus tard, elle se tient en relation sensorielle avec le monde extérieur : rentre la tête dans le manteau et s'élargit à mon approche. A partir de ce moment elle se porte de mieux en mieux. Elle est en éveil. Par malheur, à 2 h. 15 m., il arrive un accident : la température est descendue à 8° et la Seiche meurt brusquement.

II. Je fais une nouvelle expérience avec une autre Seiche.

Injectée à 3 h. 22 m. de 0 cmc. 20 d'alcool à 20°.

Elle reste pendant une heure comme ivre, engourdie, somnolente.

Quand on la déplace il semble qu'on la réveille. Elle se trémousse un peu puis retombe dans son engourdissement.

Deux heures après l'injection, elle est en bon état. L'activité reprend de plus en plus avec le temps : la Seiche recule à l'approche.

A 6 h. 09 m., elle s'agite au moment où j'allume le gaz. Elle est en éveil.

Le lendemain et le surlendemain elle vit, en bonne santé.

COUP D'ŒIL GÉNÉRAL SUR L'EFFET DE L'ACTION DE L'ALCOOL AUX DIFFÉRENTES TEMPÉRATURES

Comparés aux animaux restés à température moyenne, les animaux mis au froid peuvent supporter, sans trouble, des doses d'alcool énormes. Aux températures élevées, au contraire, de faibles quantités d'alcool produisent des désordres graves et très souvent amènent la mort.

En un mot, l'action d'une dose donnée d'alcool croît fortement avec la température.

SECTION X

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Le vrai résumé synthétique de ce travail est donné dans l'Introduction (voir Livre premier, Section I, pages 1 à 30).

On ne trouvera ici qu'un répertoire analytique des parties dont l'ouvrage se compose.

PARTIE HISTORIQUE

HISTOIRE ET ÉTAT ACTUEL DE LA QUESTION

L'ouvrage débute par un exposé aussi complet que possible de l'histoire et de l'état actuel de la question. Dans cette partie, divisée en six chapitres, sont rassemblés et analysés tous les travaux importants des savants français et étrangers relatifs à l'action de la chaleur et du froid sur la durée de vie et les diverses activités physiologiques des êtres vivants, tant végétaux qu'animaux. C'est une monographie du sujet.

PARTIE PERSONNELLE

Elle se divise en trois.

Partie expérimentale	I. Investigation expérimentale du phénomène biologique. II. Recherches des causes et expériences destinées à montrer l'intervention réelle de ces causes.
Partie théorique	III. Reconstitution synthétique des lois des phénomènes observés à partir des causes.

I. Investigation expérimentale du phénomène biologique

1° *Expériences qualitatives sur les Invertébrés marins :* Anémones, Bernards l'Ermite, Annélides, Seiches, Siponcles, etc.

Servent à reconnaître l'allure du phénomène, ses branches et ses complications diverses. Elles ont mis en évidence particulièrement : le caractère oscillant de l'activité, la réversibilité de l'action du froid, les effets rémanents de la chaleur, l'indépendance très étendue chez les Invertébrés (les Céphalopodes exceptés) des fonctions de la vie végétative et de la vie de relation.

2° *Expériences quantitatives.*

Elles ont porté :

A) Sur deux espèces de Vers : *Allolobophora putris* (Vedj) ; *Allolobophora fœtida* (Eisen) ;

B) Sur un Mollusque Gastéropode : *Helix aspersa* (Mull.).

L'allure du phénomène est complexe. Il dépend non seulement de la température, mais, à chaque température, de la durée du séjour de l'animal à cette température. On peut, en séparant les deux variables indépendantes, distinguer deux groupes de lois :

a) *Loi des températures. Optimum.*

En mesurant l'activité locomotrice, au bout d'un même nombre d'heures, à différentes températures, on la voit croître lentement d'abord, puis rapidement, passer par un maximum et enfin décroître rapidement.

b) *Lois des temps ou lois des rythmes.*

On a pu décomposer le phénomène en quatre rythmes principaux :

α) Une décroissance générale de plusieurs jours ;

β) Un rythme nycthéméral ;

γ) Un rythme horaire ou pluri-horaire, faisant onduler la courbe vraie des vitesses moyennes autour de la courbe théorique descendante ;

δ) Une onde d'activité momentanée.

Chez les *Helix*, au-dessus de 20°, le phénomène est, en quelque sorte, disloqué, la courbe isotherme des vitesses, est rompue en tronçons.

II. Recherches des causes. Expériences destinées a mettre en évidence l'intervention réelle de ces causes dans le phénomène.

Elles ont porté sur deux séries de faits.

A) Un premier groupe d'expériences a pour rôle de montrer l'action réelle de la température sur les réactions chimiques intra-organiques dans l'animal vivant. En combinant l'action de substances chimiques et l'action de la chaleur ou du froid, on a pu mettre en évidence, de façon nette, l'influence de la seconde sur la première. La substance chimique choisie a été l'alcool, injecté à divers Invertébrés marins. Une expérience plus frappante encore est celle d'une Grenouille strychninisée, soumise à diverses températures.

B) *Recherches sur les modifications de la structure physique des colloïdes constituant les albuminoïdes et les réserves, sous l'influence de la chaleur et du froid.* (*Expériences à l'ultra-microscope*).

On constate directement, à mesure que la température s'élève, une augmentation du nombre des particules ultra-microscopiques séparément perceptibles et dénombrables et un grossissement des grains déjà visibles auparavant. L'action est très lentement réversible si l'on revient au froid (*granolyse diastasique*).

III. — Reconstitution synthétique des lois des phénomènes observés a partir des causes reconnues directement

1° Loi des températures ou loi de l'optimum

En combinant ensemble :

1° la loi d'action de masse (appliquée aux substances dynamogènes intra-musculaires et des liquides circulants) ;

2° la loi d'accélération de la vitesse des réactions chimiques par la température (loi de Van't Hoff et Arrhénius) ;

3° la loi exprimant la modification de l'état physique des colloïdes organiques par la chaleur et l'influence de cette modification d'état sur les réactions chimiques dynamogènes internes, on obtient la formule synthétique complexe donnant l'expression de la vitesse de réaction et, par suite, celle de l'activité motrice en fonction de la température et de la quantité de la substance dynamogène transformée à chaque instant. Par une nouvelle application de la loi d'action de masse, on élimine cette dernière quantité que l'on exprime en fonction du temps. On a ainsi une relation entre les trois variables : vitesse : v, température : θ et temps : t.

Cette équation à trois variables est représentée géométriquement par une surface. Sur celle-ci on peut tracer : 1° les lignes de variation de la vitesse à température constante, en fonction du temps (lignes isothermes) ; 2° les lignes de variation de la vitesse en fonction de la température pour un même temps de séjour (lignes isochrones).

En discutant de façon approfondie, d'après cette formule, la forme et la position de ces diverses lignes, on montre l'existence de l'Optimum, on retrouve la loi de température ainsi que les courbes théoriques de décroissance de la vitesse moyenne avec le temps pour une température fixe.

Un essai est ensuite tenté de donner l'explication du rythme nycthéméral, puis de l'ondulation de la courbe réelle des vitesses moyennes autour de la courbe théorique décroissante ; enfin, de l'onde d'activité momentanée, que l'on fait dériver d'un phénomène autocatalytique.

Confrontation des valeurs numériques fournies par la formule et des résultats expérimentaux

Dans une dernière partie, la vérification de la théorie et de la formule synthétique a été poussée jusqu'au calcul numérique. Après avoir déterminé, à l'aide des données de trois observations, les paramètres de la formule, dans chaque

exemple examiné, on calcule les résultats fournis par elle et on les compare aux résultats des mesures expérimentales.

La confrontation a été faite :

2° Pour la loi de température ;

2° Pour la loi de décroissance générale de la vitesse moyenne avec le temps, à température fixe.

1° Loi de température

Le calcul et la comparaison ont été faits :

A) Pour la vitesse moyenne de reptation d'*Helix aspersa*, au bout de 4 heures de séjour, à chaque température.

B) Pour une série d'expériences de détermination de la quantité de CO^2 dégagée par des graines de Lupin à diverses températures, faites par Clausen.

Dans les deux cas, l'accord est remarquable.

2° Loi de décroissance isotherme de la vitesse

Le calcul et la comparaison ont été faits pour les vitesses de contraction d'un cœur de tortue maintenu à 20°, d'après les déterminations de Ch. Snyder, et pour l'assimilation de CO^2 par les feuilles de Laurier-cerise à 30°5 (Miss Matthaeï).

CONCLUSION

Les phénomènes de la vie, les actes des animaux particulièrement — réactifs si sensibles, manifestant les plus infimes modifications qui s'opèrent au sein de l'organisme — ne se ramènent pas à quelques phénomènes simples et réguliers. Quelques lois ne sauraient à elles seules permettre d'en calculer les particularités. La reptation d'un Ver de terre est un acte très complexe, influencé par une multitude de causes, internes ou externes. Mais c'est en cherchant à formuler d'abord quelques lois simples et peu nombreuses, démêlées péniblement par analyse de l'essaim des faits réels, en apparence incohérents, que nous faisons œuvre de science. C'est la

seule méthode qui ait jamais donné des résultats. Par ce moyen, peu à peu, on arrive à dégager quelques variables indépendantes, et quelques fonctions de ces variables. A l'aide de ces premiers instruments, on peut déjà travailler et en fabriques d'autres, plus perfectionnés, comme les rudimentaires outils de pierre ou de bronze ont permis à l'homme, progressivement, de créer les puissantes machines de l'industrie moderne.

Les cryptographes qui cherchent à déchiffrer une écriture secrète, s'efforcent d'abord de trouver la valeur alphabétique d'une lettre ou d'un signe, puis d'une autre. Bientôt les deux ou trois premières lettres obtenues avec tant de peine, constituent à leur tour un précieux instrument d'analyse, pour aller outre. Puis les trouvailles se précipitent ; de nouvelles découvertes se groupent autour des premières, et le document apparaît enfin en clair.

SECTION XI

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

ABEGG. (*Zeitschrift f. Electrochimie*. 1905).

1. Der Temperatureinfluss auf die Entwicklungsgeschwindigkeit animalischen Lebens, p. 528.

2. Noch ein Beitrag zum Temperatureinfluss auf Lebensprozesse. *Id.*, p. 823.

AFANASIEFF. Untersuchungen über den Einfluss der Wärme und der Kälte auf die Reizbarkeit der motorischen Froschnerven (*Arch. f. Anat. und Physiol.* 1865, p. 691).

ALCOCK N. H. AND LYNCH G. ROCHE. On the relation between the physical, chemical, and electrical properties of the nerves. Part I. *Journal of Physiol.* (Langley), vol. XXXVI, nos 2 et 3, p. 93.

ARCHANGELSKY. Ueber den Einfluss der Wärme auf das Nerven-und Blutgefäss-system des Frosches. *Militärärztlich. Journal*, Saint-Pétersbourg. Februar, 1873. Nach dem russichen Original referiert in : *Jahresbericht über die Fortschritte der Anat. und Pysiol.* Von Hofmann und Schwalbe. Bd 2, p. 555.

ARNHEIM. *Beiträge zur Theorie der Atmung.* A. P. 1894.

ARRHÉNIUS. *Zeitschrift für physikalische Chemie.* 1899, IV, p. 226.

D'ARSONVAL. Action des très basses températures. *C. R. Soc. Biol.* 1892.

ATHANASIU et CARVALLO. Article « chaleur ». *Dictionnaire de Physiol.* de Ch. Richet. Vol. III, p. 110 et suivantes.

BACHMETJEW. Experimentelle entomologische Studien von physikalisch-chemischem Standpunkte aus. I. Bd : *Temperaturverhältnisse bei Insekten.* Leipzig, 1901.

— Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd 71. 1902).

— Ein neu entdecktes Schutzmittel bei Schmetterlingspuppen gegen Kälte (*Societas entomologica. Jahrg.* 16, 1902).

BAGLIONI. Chemische Reizung des Grosshirns beim Frosche. *Centralblatt f. Physiol.* XIX, 97-99.

— Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Rükkenmarks. *Arch. f. Anat. und Physiol.* 1900. Suppl., p. 193.

Baeyer (H. v). *Zeitschr. f. allgem. Physiol.* I. 1902, p. 265.

— *Id.*, II. 1902-3, p. 169.

Baeyer (H. v.) und Winterstein. Zur Kentnis des Stoffwechsels in den nervösen Centren (*Zeitschr. f. allg. Physiol.* 1902. I. 265-78).

Baxt. *Berichte der königlichen sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften. Math.-phys.* Classe 1875.

Becht. Some observations on the nature of Heat paralysis in nervous tissues. *Americ. Journal of Physiol.* Tome XX, 1908, p. 457.

Becquerel (Paul). Recherches sur la vie latente des graines. *Thèse.* Paris, Masson, 1907.

— La vie aux basses températures : Panspermie. *Rev. Scientifique.* 1914.

Becquerel (Antoine-César). *Traité de physique considérée dans ses rapports avec la chimie et les sciences naturelles.* 1844, t. II, p. 67.

Benedict und J. F. Snell. Körpertemperaturschwankungen mit besonderer Rücksicht auf den Einfluss, welchen die Umkehrung der täglichen Lebensgewohnheit beim Menschen ausübt. *Archiv. f. d. ges. Physiol.* 90 : 33-72 (1902).

Bernard (Claude). *Leçons sur les phénomènes de la vie communs aux animaux et aux végéiaux* (Paris, Germer-Baillière).

— *Introduction à l'étude de la médecine expérimentale* (Paris, Ch. Delagrave).

— *Leçons sur la chaleur animale.* Paris, Baillière.

— *Leçons sur les anesthésiques et sur l'asphyxie.* Paris, 1875, p. 132.

Bert (Paul). *C. R. Soc. Biol.* 1885, p. 567.

— *Leçons sur la physiol. comparée de la respiration.*

Bickel. Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales. *Arch. f. d. ges. Physiol.* 1897, t. XVIII, 110-119.

— Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien. (Phys. Inst. Genève). *Arch. f. d. ges. Physiol.* LXXI, 44-59.

— Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Fische and des Frosches. *Arch. der Anat. und Physiol.* 1900, p. 4081-93.

Biedermann. Beiträge zur Kentnis der Reflexfunktion des Rückenmarks (*Pflüger's Arch.* Bd 80, p. 408).

Bierry. Recherches sur les diastases qui concourent à la digestion des hydrates de carbone (Paris, *Thèse*).

Birnbacher. Ueber das Verhalten des Muskels im Muskelpresssaft (*Pflüger s Arch.* CLIV, 24 october 1913, p. 401).

Blackmann. Optima and limiting Factors. *Annals of Botany.* Vol. XIX, 281-295 (1905).

Bohn (Georges). Les variations de la sensibilité périphérique chez les animaux (*Bulletin scientif. du Nord de la France et de la Belgique.* Déc. 1909).

— De la lumière et de l'aliment comme facteurs modificateurs du développement (*C. R. Acad. Sc.* 1904, p. 1244).
— *La naissance de l'Intelligence* (Paris).
Bonnier et Mangin. Expériences sur la respiration et l'assimilation (rapportées dans Van Tieghem, *Traité de Botanique*. I, p. 179).
Brailsford Robertson. Voir Robertson.
Broca et Richet. Vitesse des réflexes du chien et variations avec la température organique (*C. R. Soc. Biol.* 8 mai 1897, 441-43).
— Anémie et Asphyxie sur l'excitabilité cérébrale. *C. R. Soc. Biol.* 1891, 141-45.
— Période réfractaire dans les centres nerveux (*Arch. Physiol.* Octobre 1897).
Brodie and W. D. Halliburton. Heat contraction in nerve. *Journ. de physiol.* 1904, XXXI, 473-490.
Brown (T. Graham). On the nature of the fundamental activity of the nervous centers, together with an analysis of the conditionning of rythmic activity in progression, and a theory of the evolution in the nervous system. *Journal of Physiol.* Vol. XLIII, nº 1, 1914, 31 march.
Buehler (Karl). Ueber den Einfluss tiefer Temperaturen auf die Leitfähigkeit des motorischen Froschnerven (*Arch. f. Phys.* 1905, 239-251, 6 fig.).
Burdon-Sanderson. *Journ. of Physiol.* II, 1880, p. 384.
— The electric response to stimulation of muscle. Part. II. Monophasie and diphasie variation of sartorius. *Journ. of Physiol.* XXIII, 1898-99, p. 345 à 351.
Carvallo et Athanasiu. Article « Chaleur » dans le *Dictionn. de physiol.* de Ch. Richet. Vol. III, p. 110 et suivantes.
— *C. R. de l'Acad. des Sc.* 1900, t. CXXX, p. 1212.
Cayrade. *Recherches critiques et expérimentales sur les mouvements réflexes*, p. 48.
Chauveau (A.). *Comptes Rendus Acad. Sciences.* 13, 20 et 27 juin, 4 et 11 juillet 1904.
Clausen. *Landwirtschaftliche Jahrbücher.* Vol. XIX, p. 893 (1890).
Cohen. *Vorlesungen über physikalische Chemie.* 1901, Leipzig.
— *Vorträge für Aertze über physikal. Chemie.* Leipzig, 1902.
Colin. *Traité de Physiol. comparée.* Tome I, p. 563.
— De l'action des froids excessifs sur les animaux (*C. R. Ac. Sc.* CXII, 397-399).
Cotton et Mouton. (Voy. Mouton).
Courmont et Doyon. Tétanos de la Grenouille et conditions de température ambiante nécessaires à son apparition. *C. R. Soc. Biol.* 1893, p. 618.

— *C. R. Soc. biol.* Série 10, t. V, 1898, p. 602.

— Tétanos de la Grenouille. *Archives de Physiol.* 1893.

Cuénot. *Genèse des espèces animales.* Paris, Alcan, p. 144-162 ; 168-72 ; 179-83.

Dastre (A.). *La Vie et la Mort.* Paris, Flammarion.

Davenport and Castle. On the acclimatisation of organisms to high temperatures. *Arch. f. Entwicklungsmech.* II. Band. 2. Heft. Juli 1895.

— *Arch. f. Entwicklungsmech.* Vol. II, p. 227, 1896.

Davenport and H. V. Neal. On the Acclimatisation of organisms to poisonous chemical Substances. *Arch. f. Entwick. Zw. Bd. Viertes Heft.* Janv. 1876.

Davy. Observations sur la température de l'homme et des Animaux de divers groupes (*Ann. de Chimie et de Physique.* 1826, t. XXXIII.

Decaux. *Congrès des Sociétés savantes.* 1896 (Hibernation du lézard ocellé).

Degen. Untersuchungen über die kontraktile Vacuole und die Wabenstrukur des Protoplasmas. *Bot. Zeitschr.* 63 Abt. 1. 163 ff. 1905.

Despretz. Recherches expérimentales sur les causes de la chaleur animale (*Ann. de Chim. et de Phys.* 1824).

Dollinger. Adaptation des flagellés aux hautes températures. Cité par Lefèvre dans *Chal. animale*, p. 242.

Dubois (Raphael). *Physiologie comparée de la marmotte.* Paris, Masson, 1896.

Dubois. De l'Action des Anesthésiques sur les réflexes ganglionnaires. *Thèse.* Lille. 1900.

Duclaux (Emile). *Traité de Microbiologie.* T. II, p. 171-215.

Duval (Matthias). *Traité d'Histologie* (1897) p. 648.

Eckard (*In Hermann's Handbuch der Physiol.* Bd 2. Theil 2, p. 43).

Efron (J.). Beiträge zur allgemeinen Nerven-Physiol. (*Arch. f. d. ges. Physiol.* 1885, XXXVI, 477-517, 9 fig.).

Ehrenberg. *Monatsberichte der Akad. d. Wiss. zu Berlin* (1859).

Engelmann. Physiol. der Protoplasma-und Flimmer-bewegung (*Hermann's Handbuch der Physiol.* Bd I) 1879.

Errera. Recueil d'œuvres : Physiologie générale. Philosophie : *L'Optimum*, p. 338-368.

Eve (F. C.). The effect of temperature on the functional activity of the upper cervical ganglion. *Journ. of Physiol.* 1900, XXVI, 119-124.

Fano. Contribution à l'étude des réflexes spinaux. *Arch. Ital. de Biol.* 1903, XXXIV, 85-128.

Féré. Les variations de l'excitabilité dans la fatigue. *Année Psychol.* 1900.

Forster. On the effects of a gradual rise of temperature on reflex actions in the frog (*Journ. of Anat. and Physiol.* Vol. VIII).

Frank (A. B.). *Die Krankheiten der Pflanzen.* Breslau, 1905, p. 217.

Frank (Otto). Einfluss der Herztemperatur auf die Erregbarkeit der beschleunigenden und verlangsamenden Nerven. *Zeitschr. für Biol. N. F.* 1907, XXXI, p. 392.

Frédéricq. Expériences sur l'innervation respiratoire. Excitat. du pneumogastrique chez les animaux à bulbe refroidi. *A. P.* 1883. Supplément.

— Les conditions physico-chimiques du fonctionnement des centres nerveux. *Année Psychol.* 1907 et 1906.

Fröhlich (Friedrich W.). Ueber die Wirksamkeit verschiedener Ausschaltungsmethoden (Kälte, tripolarer Electrotonus, Ammoniak und Narkose) auf sensible und motorische Kalt-und Warmblüternerven (*Pflüger's Archiv.* 1906, tome III, 1er août, p. 418).

Gad und Heymans. Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Leistungsfähigkeit der Muskelsubstanz (*Arch. für Anat. und Physiol. Physiol. Abteilung.* Supplément, 1890, p. 59).

Gotch et Macdonald (*Journ. of Physiol.* (Langley). XX, 1896, p. 247). *Temperature and excitability.*

Halliburton (W. D.). *The chemical side of nervous activity* (London, 1901. 1. 99 et *Brit. med. Journ.* 15 et 22 June 1901).

Hausmann (Walter). Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Inkubationszeit und Antitoxinbildung nach Versuchen am Winterschlaf (*Pflüger's Arch.* Bd 113, p. 317-336, 1906).

Herlitzka (Amedeo). Ricerche sull'azióne della temperatura sul cuore isolato di Mammifero (*Zeits. f. Allg. Physiol.* 1905, p. 265).

Hertwig (O.). Ueber den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von *Rana fusca* und *Rana temporaria* (*Arch. für mikr. Anat.* LI, 1898, 319).

Houssay (Frédéric). *La Forme et la Vie* (Schleicher, Paris).

— *La Morphologie dynamique* (Paris, Hermann).

— *Forme, Puissance et Stabilité des Poissons* (Paris, Hermann).

Howell (W. H.) (With S. P. Budgetta and Ed. Leonard). The effect of stimulation and of changes in temperature upon the irritability and conductivity of nerve-fibres (*Journ. of Physiol.* 1894, XVI, 298-318, 1 p).

Hunter. *Observations on certain Parts of the Animal Economy.* P. 105.

— Expériences et observations sur la faculté dont jouissent les Animaux de produire de la chaleur (*Œuvres complètes.* Tome IV, p. 220), trad. Richelot.

Iskihara. Ueber Zuckungssummation beim Krötenmuskel und beim abgekühlten und erwärmten Froschmuskel (*Pflüger's Arch.* 1906, t. I, p. 567).

Issel. Sulla termobiosi negli animali aquatici (*Atti Soc. ligustica Sc. nat. geogr.* 17, 1906).

— Sulla biologia termale (*Int. Revue der Ges. Hydrobiol*, 1. 1908).

Jost. Ueber die Reaktionsgeschwindigkeit im Organismus (*Biol. Centralblatt.* Bd XXVI, p. 225, 1906).
— *Lectures on Plant Physiology.* (Trad. Harvey Gibson, p. 540, Oxford).
Jumelle. Recherches physiol. sur les Lichens (*Rev. de Botanique*, 1892, p. 303).
Kammerer (*Archiv für Entwicklungsmechanik.* Festschrift f. Prof. Roux. Vol. XXX, fasc. I).
— Vererbung erzwungener Fortpflanzungsanpassung (*Arch. f. Entwicklungsmechanik* 25, 1908, 7).
Kanitz (A.). Weitere Beiträge zur Abhängigkeit der Lebensvorgänge von der Temperatur (*Zeitschr. f. physik. Chemie.* 1910. Bd 70, p. 198).
— Der Einfluss der Temperatur auf die pulsirenden Vacuolen der Infusorien (*Biol. Centrallbl.* Bd 27, 1907, p. 11).
— Auch für die Frequenz des Säugetierherzens gilt die R. G. T. Regel *Pflüger's Arch.* 1907, CXVIII, p. 601).
Kochs (W.). Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilg unterbrochen werden? (*Biol. Centralbl.* Bd 10, nº 22).
— Kann ein zu einem Eisklumpen gefrorenes Thier wieder lebendig werden? (*Biol. Centralbl.* XV, 372-77).
Kostiourine. *Effet des hautes températures sur les animaux* (*Wratch*, 1883).
Kraepelin. *Ueber die Beeinflussung einfacher psychischer Vorgänge durch einige Arzneimittel.* Iena, Fischer.
Krogh (August). On the influence of the temperature on the rate of embryonic development.
— On the rate of development and CO^2 production of Chrysalid of Terebrio at differ. temperat. (*Zeitschr. für allgem. Physiol.* Bd 16 (1914), p. 163-191).
Kuhne. *Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontractilität* (Leipzig, 1864 et 1869).
Lapicque (Louis et Mme). *C. R. Soc. Biol.* 1907, p. 310.
— *Journal de Physiol. et Pathol. génér.* 1903, p. 1003.
— Excitation par double condensateur.
— Influence de la tempér. et de la vitesse propres du nerf excité (*Soc. de Biol.* 10 avr. 1908).
— *Soc. de Biol.* LXII (1907), p. 37.
Lapicque (Louis). L'inefficacité électrique des courants électriques progressifs (*Rev. Génér. des Sc.* 30 juillet 1913, p. 540-46).
Larguier des Bancels (*Soc. de Biol.* 8 févr. 1902).
Lefèvre (J.). *La chaleur animale et la bio-énergétique.* 1911, Paris, Masson (Ouvrage fondamental).
Loeb (J.). *La Dynamique des phénom. de la Vie* (Trad. franç. Daudin et Schœffer, p. 187 et suiv. et p. 237).

— *La fécondation chimique*. Trad. A. Drzewina, p. 326 et suiv.
— Ueber den Temperaturkoefficient für die Lebensdauer (*Pflüger's Arch.* CXXIV, p. 411, 1908).
— On the adaptation of Fishes (*Fundulus*) of Higher Temperatures (*The Journal of experiment. Zool.* Vol. 12, nº 4, May 1912).
LUCAS (KEITH). The temperature coefficient of the rate of conduction in nerve. *The Journ. of Physiol.* (Langley). Vol. XXXVII, nº 2, 30 juin 1908.
LUCAS (KEITH) and G. MINES. Temperature and Excitability (*Journ. of Physiol.* Vol. XXXVI, nºs 4 et 5, 1907, 31 déc., p. 334).
MACDONALD (Voir Gotsch and Macdonald).
MACFADYEN. On the influence of the temperat. of liq. air on Bacteria (*Prc. Roy. Soc.* V, 66, 1900).
— Influence of liquid Hydrog. on Bacteria (*Id.*).
— The effect of physical agents on Bacterial life (*Roy. Instit. of Great Brit.* June 8, 1900).
MAGNUS. *Archiv. f. die Gesammte Physiol.* (1904. Bd CII, p. 143)
MARINESCO (G.). Recherches sur les lésions des centres nerveux, produites par l'hyperthermie expérimentale (*C. R. Ac. Sc.* CXXVII, 744-76).
— Mécanisme de la sensibilité et de la mort des cellules nerveuses (*C. R. Ac. Sc.* 1900, CXXX, 1136-39).
MARION (A. F.). Effet du froid sur les Poissons marins (*C. R. Ac. Sc.* 16 mars 1891, tome CXII).
MASSART. La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins (*Bulletin Ac. Royale de Belg.* T. XXII, 1891, p. 148 et 156-58).
— Doses optimales pour l'excitat. tonotoxique (*Id.*, p. 156).
— Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines (*Arch. biologie.* T. IX, 1889).
MATRUCHOT et MOLLIARD. Etudes sur le gel (*Revue générale de Botanique*, vol. XV, p. 193, et *C. R. Acad. Sciences.* Tome CXXX, page 788).
MATTHAEÏ. *Philosophical transactions of the Royal Society of London.* B. 197-47.
MAUREL. Explication du danger des hautes températ. fébriles (*Assoc. franç. pour l'avancement des Sc.* 1889).
— *Soc. Biologie.* 6 oct. 1900.
— *Exposé de ses travaux.* 1902.
MAUREL et LAGRIFFE. *Soc. Biol* 21 octob.; 4 et 15 novembre 1899.
— *Soc. Biol* 3 mars 1900 et *Soc. d'hist. nat. de Toulouse.* 20 juin 1900.
— *Soc. Biol.* 16 févr et 11 mai 1900.
— *Id.* 6 oct. 1900.
MENDELSOHN. Recherches sur la thermotaxie des organismes unicellulaires (*Journ. de Physiol. et Pathol.* 1902. p. 393-409).
— Recherches sur l'interférence de la thermotaxie avec d'autres tactismes

et sur le mécanisme du mouvement thermotactique. *Ibid.* P. 498-496.

— Quelques considérations sur la nature et le rôle biologique de la thermotaxie (*Ibid.*).

— Recherches sur les réflexes chez quelques invertébrés. Contribution à la théorie générale des réflexes. *XIII*e *Congrès internat. de Médecine.* Paris, 1900. Sect. de physiol.

Miram (von). Ueber die Wirkung hoher Temperaturen auf den motorischen Froschnerven. *Arch. f. Anat. und Physiol. Physiol. Abt.* 1905, p. 341, et 1906, p. 533.

Morat et Doyon. Colorification. Action de la chaleur sur les Êtres vivants (*Traité de Physiologie*. T. III, p. 423 et s.).

Mosso. Les phénomènes psychiques et la températ. du cerveau (*Arch. ital. de biol.* 1892, XVIII, 277-90).

Mott et W. D. Halliburton. *Mott's Archiv. of Neurology*. 1903, II, 727.

Mouton et Cotton. *Les Ultramicroscopes et les objets ultramicroscopiques*. Paris, 1906.

Naegeli. Die Bewegung im Pflanzenreiche. *Beiträge zur wissenschaftlichen Botanik.* Heft 2, 1860, page 77.

Nernst. Zur Theorie des electrischen Reizes (*Archiv. für die gesammte Physiol.* CXXXII, p. 275-314, 1908).

Nicolaï. *Archiv. f. Anat. und Physiol.* (*Physiol. Abteilung*). Suppl., p. 341, 1905.

Noe (Joseph). *Recherches sur la vie oscillante.* 1903, Paris, Alcan.

Noll (A.). Ueber Erregbarkeit und Leitungsvermögen der motorischen Nerven unter dem Einfluss von Giften und Kälte (*Zeitschr. für. allg. Physiol.* III, 57-75).

Overton. Beiträge zur allgemeinen Muskel-und Nerven-physiol. IIte Mitteilung (*Pflüger's Archiv.* XCII, 1902, p. 346-90).

— *Ibid.* P. 115-280 (Ite Mitteilung).

— Dans : *Nagel's Handbuch der Physiol.* Bd 2, p. 796.

Pantanelli. *Jahrb. f. wiss. Botanik.* Bd 39, p. 167, 1904.

Pembray (M. S.). On the reaction-time of mammals to changes in temperature of their surroundings (*Journ. of Phys.* XV, 401-420).

— The reaction-time of the frog to changes of temperat. (*Journ. of Physiol.* Vol. XVI, 1994, p. 8).

Peter. *Arch. f. mikroskop. Anat.* Vol. XX, p. 130, 1905.

Pfeffer. *Planzenphysiologie*. T. I, p. 83 et 254. Trad. française Friedel. T. I, p. 325-26, p. 526. T. II, p. 90, 292, 475, 574 (Optimum, p. 205-207-208-373).

— *Planzenphysiologie*. T. II, 1881, p. 122 et suiv. (Germinat. et croissance). T. II, p. 385 (mouvem. protoplasm.). T. I, p. 207 (décomposit. de CO^2). *Id.*, p. 375 (act. fermentative).

— Locomotorische Richtungsbewegungen (*Untersuchungen aus dem Botanischen Institut in Tübingen*. T. I, 1884, p. 407, 408).

— Energetik (*Berichte über Verhandlungen der königlich-sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig* (math.-physik. Classe). T. XVIII, 1892, p. 188.

PFLÜGER. Ueber die physiologische Verbrennung in den lebendigen Organismen (*Pflüger's Archiv*. Bd 10, 1875).

— Ueber Wärme and Oxydation der lebendigen Materie (*Ibid*. Bd XVIII, 1878).

PICFORD. *Zeitschrift. f. nat. Med*. (2). I, p. 355, 1851.

PICKERING (I. W.). Further experiments on the embryonic heart (*Journ. of Physiol*. Vol. XVIII, 1895, p. 470 et vol. XIV, 1893, p. 383).

PICTET (RAOUL). La vie aux basses températures (*Rev. Scient*. 1893).

— De l'emploi méthodique des basses températures en Biologie (*Arch. des Sc. phys. et natur. de Genève*. XXIX, 15 janv. 1893).

POLIMANTI. Influence des agents physiques (concentration, température), sur l'activité du cœur embryonnaire des poissons (*Journ. de phys. et de path*. Novembre 1911, p. 805.

— Sur quelques phénomènes observés en soumettant plusieurs parties du cœur à des tempér. différentes (*Journ. de physiol. et de pathol. générale*. 1907, p. 768).

POMPILIAN. Accélération et inhibition des mouvem. automat. de la sangsue (*C. R. de la Soc. de Biol*. 1899, p. 574-75).

POUCHET. Expér. sur la congélat. des animaux. Rouen, 1865. *Journal de l'Anatomie et Physiologie*, 1866.

PREYER. *Physiolog. générale*. Traduc. J. Soury.

— *Naturwissenschaftliche Tatsachen und Probleme*. Berlin, 1880.

— *Spezielle Physiol. des Embryos* (Leipzig, 1885).

PRZIBRAM (HANS). Die biologische Versuchsanstalt in Wien. Zweck, Einrichtung und Tätigkeit während der ersten fünf Jahre ihres Bestandes (1902-1907). *Zeitschrift f. biologische Technik und Methodik*. Strassburg. Trübner. Bd I. Heft 3. u. ff. 1908.

— Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen. III. Temperatur und Vererbungsversuche. *Arch. f. Entwicklungsmechanik*. Bd 28, fasc. IV, p. 595-602.

PRZIBRAM (KARL). Ueber die ungeordnete Bewegung niederer Tiere (*Pflüger's Arch*. CLIII, 25 août 1913, p. 401).

PUTTER. Studien über Tigmotaxis bei Protisten (*Arch. f. Anat. und Physiol. Physiol. Abt. Jahrg*. 1900. Suppl.).

RAULIN. *Etudes chimiques sur la végétation*. 1870, p. 122.

REGNARD. Action des très basses tempér. sur les animaux aquatiques (*C. R. Soc. Biol*. 1895, XLVII, 652).

— *Recherches physiol. sur les conditions de la vie dans les eaux.* Paris, Masson.

Reese. Observations on the reactions of Cryptobranchus and Necturus to light and heat (*Biological bulletin.* Vol. XI, p. 93).

Ribaucourt (Edouard de). Etudes sur l'Anatomie comparée des Lombriciens (*Bullet. Scient. de la France et de la Belgique.* T. XXV, nov. 1900).

Richet (Charles). Physiol. génér. du cerveau (*Diction. Physiol.* T. III, p. 1).

— Article « Chaleur » dans *Diction. de Physiol.* Vol. III, p. 81.

— *La Chaleur animale.* Paris, Alcan.

Richet et Broca (Voyez Broca).

Robertson (Brailsford). Sur la dynamique chimique du system. nerv. central (*Arch. internat. de Physiol.* 1908. T. IV, p. 368 454).

Rosc. *C. R. Acad. Sc.* 1910, et *Congrès pour l'avancem. des Sc.* tenu à Toulouse : Sensibilité différentielle thermique.

Rosenthal. *Allg. med. Centralzeitung.* 1859, nº 96.

— Wiener Med. Halle 1864 N. 1-4. Refer. dans « *Centralblat. f. d. med. Wissensch.* 1864, p. 200 ».

Rossbach. Die rythmische Bewegungserscheinung der einfachsten Organismen, und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel (*Arbeiten des zool. zoot. Inst. zu Würzburg.* 1874).

Rubner. Die Quelle der tierischen Wärme (*Zeitschr. f. Biol.* 1894).

— *Die Gesetze des Energieverbrauchs bei Ernährung* (Leipzig und Wien, 1902).

Sachs. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur (*Jahrbuch für die wissenschaftliche Botanik.* Vol. II, 1860, p. 338, et *Gesammelte Abhandlungen.* Tome I, p. 49) (germination et croissance).

— *Vorlesungen über Pflanzenphysiol.* 1re édit., 1882, p. 223 et 224.

— (Optimum de températ.) *Traité de Botanique.* Trad. franç. Van Tieghem, 1874, p. 853-62.

Sano (Torata). Ueber die Vergiftung von Strychnin und Kokaïn durch das Rückenmark (*Pflüger's Archiv.* 22 novembre 1907, p. 367).

Schaeffer (Karl L.). Zur Lehre von der Reaktion des Protoplasmas auf thermische Reize (*Flora.* Vol. LXXXV, année 1898, p. 135 et suivantes).

Schaffnit (Vittorio). Ueber den Einfluss niederer Temperaturen auf die pflanzliche Zelle (*Zeitschr. f. die Allgem. Physiol.* XII, 1911, p. 323).

Schelske. Ueber die Veränderungen der Erregbarkeit der Nerven durch die Wärme (*Habilit. Schrift. Heidelberg*, 1860).

Schenk. *Handbuch der Botanik* (T. I, p. 429).

Schultze (Max). *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen* (Leipzig, 1863).

— *Arch. für mikroskop. Anatomie,* 1864.

SCHUYTEN. Influence des variations de la température atmosphérique sur l'attention volontaire des écoliers (*Bulletin de l'Acad. de Belgique* (3), XXXII, 315-36).

— *Ibid.* XXXIV, 367-92.

SEMPER (KARL). *Die natürlichen Bedingungen der Tiere* (Leipzig).

SHERRINGTON. Strychnone and reflex inhibition of skeletal muscle (*Journ. of Physiol.* XXXVI, n[os] 2 et 3, p. 185, 1907).

— *Integrative action of the nervous systems* (London).

SMITH. The influence of temperature, light on the movem[ts] of the Earthworm (*Amer. Journ. of Physiol.* (1902), p. 459-82).

SNYDER (CH.). Der Temperaturkoefficient für die Rythmik der Bewegungen glatter Muskeln (*Arch. f. Anat. und Physiol. Phys. Abteil.* 1907, p. 126).

— Der Temperaturkoefficient der Frequenz des überlebenden Sinus des Froschherzens bei extremen Temperaturen (*Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abteil.* 1907, p. 118).

— *American Journ. of Physiol.* T. XVII, déc. 1906, p. 350-61.

— Compte rendu du Congrès de Physiol. de 1907. *Arch. internat. de Physiol.* Vol. V, fasc. IV, 5 octobre 1907, p. 53.

— The temper. coefficient of the Velocity of nerve conduction (*American Journ. of Physiol.* Juin 1908, 2[e] communication).

— *University of California Publications. Physiology.* 1905, vol. II, p. 125.

— Is the rate of the surviving mammalian heart a linear or an exponential function of the temperature? (*Zeitschr. f. allgem. Physiol.* Bd XV, 1913, p. 72-82).

— A comparative study of the temper. coeff. of the velocities of various physiol. actions (*Amer. Journ. of Physiol.* XXII, 1908, p. 309).

SOBIERANSKY. Die Aenderung der Eigenschaften der Muskelnerven mit Wärmegrad (*Arch. Pfl.* 1890).

SPALLANZANI (*Œuvres* de). Traduction Sennebier (Genève, 1787).

STANDFUSS. Etudes zoologiques expérimentales sur les Lépidoptères (*Ann. Soc. entomol. France*, 69. 1900. 82).

STEWART (G. N.). *Journal of Physiology*. 1892 (XXXI, p. 59).

STIEGLER. Wærmelæhmung und Wærmestarre der menschlichen Spermatozoen (*Pflüg. Arch.* Bd 155, 11 déc. 1913, p. 201).

STILES. *American Journ. of Physiol.* 1901, vol. V, p. 355.

STUBEL (HANS). Ultramikroskopische Beobachtungen an Muskel-und Geissel-zellen (*Pflüg. Arch.* CLI, 6 mai 1913, p. 115).

SZYMANSKI (*Arch. für die Gesam. Physiol.* Vol. CXXXVIII, p. 457, 1911). Coefficient de température pour l'activité locomotrice des fourmis.

— Ein Beitrag zur Frage über tropische Fortbewegung (*Pflüg. Arch.* Bd 154, 20 oct. 1913, p. 343).

TARCHANOW. Ueber die Wirkung der Erwærmung resp. Erkæltung auf die

sensiblen Nerven (*Bullet. de l'Acad. des Sciences de Saint-Pétersbourg*. 1870, tome XVI, p. 226).

— Zur Physiol. der thermischen Reflexe (*Rudnow's Journ. für normale und pathol. Histolog*. V, p. 338, 1872).

TIGERSTEDT (*Arch. f. Anat. und Physiol. Physiol. Abteilung*. Supp. 1885, p. 111).

TOULOUSE et VASCHIDE. Appareils de mesure des sensations (*Rev. psychiat.* 1900, III, 359-368).

— Nouvelle méthode pour mesurer la sensibilité thermique (*C. R. Ac. Sc.* 1900, CXXX, 199-200).

TOWER. An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus Leptinotarsa (*Carnegie Inst. of Washington. publ.* N° 48, 1906).

TRANSEHE (VON). Studien über Temperaturwirkungen auf *Daphnia magna* mit besonderer Berücksichtigung der Anpassungserscheinungen (*Pflüg. Arch.* 18 août 1913, CLIII).

VAN'T HOFF. Leçons de Chimie physique (Trad. Corvisy). Tome I. *Dynam. Chim.*

VAN TIEGHEM. *Eléments de Botanique* (3e édit., t. I, p. 15, 21, 51, 119, 294).

VARIGNY (H. DE). *Experimental Evolution* (Macmillan, 1892).

— Les températures extrêmes dans la vie des espèces animales et végétales. (*Rev. Scient.* 27 mai 1893).

VELTEN (W.). Ueber die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegung (*Flora oder Allgemeine botanische Zeitung*. Jahrg. 1876. Nr. 12-14).

VERNON (H. M.). The relation of the respiratory exchange of cold-blooded animals to temperature (*Journ. of Physiol.* Vol. XVII, 1895, p. 277-292 et vol. XXI, 1897, p. 443-496).

VERWORN (MAX). Ermüdung, Erschöpfung und Erholung der nervösen Centra des Rückenmarks (*Arch. f. Anat. und Physiol.* 1900. Suppl., p. 152).

— *Allgemeine Physiol.* (5te Auflage, p. 261, 334-36, 340, 457-67, 532, 542).

— Erregung and Lähmung (*Vortrag auf der 68ste Versam. d. deutsch. Naturforsch. und Aerzte zu Frankfurt*, 1896).

VITZOU. Recherches expérim. sur l'excitabilité de la moelle épinière (*C. R. Ac. Sc.* Vol. 133, 1901, p. 542).

VRIES (HUGO DE). Matériaux pour la connaissance de l'influence de la température (*Archives néerlandaises*. V, 1870).

WALLER. On the sensatory, motory and vaso-motory symptoms resulting from the refrigeration of the ulnar Nerve (*Proceed Roy. Soc. of London*. 1861, t. XI, p. 436).

— *Proceed. physiol. Soc. in Journ. of Physiol.* 1899, vol. XXIV).

WEISS (G.). Influence des variations de températ. sur les périod. latent. du muscle, du nerf et de la moelle (*C. R. Soc. Biol.* 1900, LII).

— Influence de la tempér. sur les échanges gazeux de la grenouille (*Soc. Biol.* Janvier 1908).
— Sur l'excitation électrique des nerfs (*Journ. de Physiol. et Pathol. génér.* 1903, XV, p. 238-45).
— Le travail musculaire d'après les recherches récentes de M. Chauveau (*Rev. génér. des Sciences pures et appl.* 1903).
— Influence des variations de température et des actions mécaniques sur l'excitabilité et la conductibilité du nerf (*J. de Physiol. et de Pathologie génér.* Janvier 1903, XV, 31-47).
— Sur la nature de la propagat. de l'influx nerveux (*C. R. Ac. Sc.* 1900, CXXX, 189-199).
— *Le travail muscul. et la Chaleur animale* (Paris, Masson).
Winterstein (H.). Zur Kentnis der Narkose (*Zeits. f. Allg. Physiol.* 1902, I, p. 19-33).
— Ueber die Wirkung der Wærme (*Id.* 1902, I, p. 129-141).
— Wærmelæhmung und Narkose (*Id.* 1905, V, p. 323).
— *Centralblatt f. Physiol.* XX, 1906, p. 41.
— *Pflüger's Arch.* CXV, 1906, p. 273.
— Ueber Wirkung der Kohlsaüre. *Arch. f. Anat, und Physiol. Physiol. Abt.* 1900, Suppl. p. 177.
Wundt. *Ueber den Reflexvergang und das Wesen der Centralinnervation.* Stuttgart, 1876.
Yung. *Mémoire in-4° de l'Académie royale de Belgique.* T. XXIX, 1888, p. 91 et 92.
— Contribution à l'histoire de l'influence des milieux physico-chimiques sur les êtres vivants (*C. R. Ac. Sc.* Paris, 1885 et 1892).
— *Arch. de Zool. expérim.* 1878 et 1883.



ERRATA

Page 64, 10e ligne : pour la vitesse du courant protoplasmique en 1/10 de mm. à 37°, *lire :* 1,538, *au lieu de* : 0,538.

Page 64, 12e ligne : lire. : jusqu'à 37°, *au lieu,* de 31°.

TABLE DES MATIÈRES

LIVRE II

SECTION III

SECTION IV

LIVRE III

SECTION V

LIVRE IV

Lois et Théories explicatives.

SECTION VI

SECTION VII

SECTION VIII

LIVRE V

SECTION IX

SECTION X

SECTION XI

LAVAL. — IMPRIMERIE L. BARNÉOUD ET Cie.